Série DE, N° 220

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

YOLANDE STÉFAN

1re THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'INTERSEXUALITÉ D'UN CHÉLONIEN : « EMYS LEPROSA. »

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9 juin 1962 devant la Commission d'examen.

MM. J.-H. VIVIEN....	*Président.*	Professeurs à la Faculté des Sciences de l'Université de Strasbourg.
P. JOLY.....	*Examinateurs.*	
F. STÉPHAN.....		

M. Ét. WOLFF, Professeur au Collège de France.

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1963

Série DE, n° 220

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

YOLANDE STÉFAN

1re **THÈSE.** — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'INTERSEXUALITÉ D'UN CHÉLONIEN : « EMYS LEPROSA. »

2e **THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 9 juin 1962 devant la Commission d'examen.

MM. J.-H. VIVIEN....	*Président.*	Professeurs à la Faculté des Sciences de l'Université de Strasbourg.
P. JOLY.....	*Examinateurs.*	
F. STÉPHAN.....		

M. Ét. WOLFF, Professeur au Collège de France.

PARIS

Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail

1963

FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE STRASBOURG

Doyen ..... M. le Professeur J.-H. VIVIEN.

Doyens honoraires. MM. A. DANJON, A. KIRRMANN, H.-J. MARESQUELLE, P. LACROUTE.

Professeurs honoraires ..... MM. Ed. BAUER, P. DE BEAUCHAMP, R. BONNET, L. BOUNOURE, H. CARTAN, G. CERF, Cl. CHABAUTY, A. CHRÉTIEN, A. DANJON, J. DENY, Ch. EHRESMANN, M. FRÉCHET, H. GAULT, L. HACKSPILL, A. HÉE, R. HOCART, A. KIRRMANN, F. LEMÉE, P. L'HÉRITIER, A. LICHNEROWICZ, L. NÉEL, H. OLIVIER, G. RIBAUD, E. TERROINE, R. THIRY, H. VILLAT, Ét. WOLFF.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Professeurs .....

MM.

H. WEISS	T	Physicochimie des hydrocarbures.
G. HUGEL	T	Chimie du pétrole.
H.-J. MARESQUELLE.	T	Biologie végétale.
A. ROUSSEL	T	Calcul différentiel et intégral et Théorie des fonctions.
H. FORESTIER	T	Chimie générale.
Ch. SADRON	T	Physicochimie macromoléculaire.
J. ROTHE	T	Physique du Globe.
P. LACROUTE	T	Astronomie.
J.-H. VIVIEN	T	Zoologie et Embryologie expérimentale.
L. BOISSELET	T	Chimie analytique du pétrole.
A. MAILLARD	TTP	Chimie.
S. GORODETZKY ..	T	Physique générale et Physique nucléaire.
L. SACKMANN	TTP	Mécanique des fluides.
J. BYE	T	Chimie minérale et Chimie physique.
R. LOMBARD	T	Chimie organique.
Mlle M. PEREY	T	Chimie nucléaire.
Ph. PLUVINAGE. ...	T	Physique théorique
S. GOLDSZTAUB...	T	Minéralogie et Pétrographie.
P. JOLY	T	Biologie générale.
H. BENOIT	T	Physique générale.
J.-L. KOSZUL	T	Topologie.
P. CÜER	T	Physique générale et Physique corpusculaire.
G. MILLOT	T	Géologie et Paléontologie.
R. LECOLAZET	TTP	Physique du Globe.
H. SAUCIER	TTP	Minéralogie.
R. ROHMER	TTP	Chimie.
Mlle S. GILLET	TTP	Paléontologie.
Mlle A. GAGNIEU ...	TTP	Botanique.
R. THOM	T	Mécanique rationnelle.
S. NIKITINE	T	Physique générale.
F. STUTINSKY	T	Physiologie générale.
B. WURTZ	PSC	Chimie biologique.
J. BRENET	TTP	Chimie physique.
G. OURISSON	TTP	Chimie.
Fr. STÉPHAN	PSC	Zoologie.
Cl. LEVI	TTP	Biologie générale.
R. CERF	TTP	Physique.
M. BERGER	TTP	Mathématiques.
J. FRENKEL	TTP	Mathématiques.
P. TAGLANG	T	Physique.
J.-P. LONCHAMP	PSC	Physique.
J. BOSCHER	PSC	Mécanique des Fluides.

MM.

Professeurs (suite)	A. DELUZARCHE	TTP	Chimie.
	J.-B. DONNET.....	TTP	Chimie physique.
	A. ARMBRUSTER	PSC	Physique.
	A. ROCHE.....	PSC	Physique du Globe.
	L. HIRTH.....	T	Microbiologie.
	J. YOCCOZ	T	Physique théorique.
	A. SIGOT	PSC	Zoologie.
	J. COGNE.....	PSC	Géologie.
	A. FUCHS.....	T	Mécanique rationelle.
	A. GALLMANN.....	PSC	Physique.
	P. MIALHE	TTP	Physiologie animale.

Maîtres de Conférences.....	J. PARROD.....	Chimie.
	R. WEY.....	Minéralogie.
	J. WUCHER.....	Physique.
	M^me^ D. MAGNAC.....	Physique.
	M^me^ M. BRINI.....	Chimie.
	M. DAUNE.....	Physique.
	J.-P. ADLOFF	Chimie nucléaire.
	J. GREMILLARD.....	Mathématiques.
	G. PERNY.....	Chimie.
	J. LEVISALLES	Chimie.
	D. BERNARD.....	Mathématiques.
	R. BARO.....	Physique.
	G. LAPRAZ.....	Botanique.
	H. DANAN.....	Physique.
	M. ZISMAN.....	Mathématiques.
	E. DANIEL.....	Physique.
	F. NORGUET.....	Mathématiques.
	P. CHEVALLIER.....	Physique.
	J. LERAY.....	Physique.
	H. DURANTON.....	Botanique.
	R. WEISS.....	Chimie.
	P. CARTIER	Mathématiques.
	J.-P. SCHWING.....	Chimie
	G. MONSENEGO	Physique.
	P. GABRIEL.....	Mathématiques.
	M. SISKIND.....	Physique.

Secrétaire ..... G SAINT-PÉ.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548001_0031

Yolande STÉFAN

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'INTERSEXUALITÉ CHEZ UN CHÉLONIEN : *Emys leprosa* S.

SOMMAIRE

Pages

AVANT-PROPOS 364

I. — INTRODUCTION ET HISTORIQUE 365

A. — Étude d'un cas d'intersexualité spontanée 365
B. — Historique 371

1) Les Poissons (372) ; 2) Les Amphibiens (372) ; 3) Les Oiseaux (372) ; 4) Les Mammifères (373) ; 5) Les Reptiles (373).

II. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA DIFFÉRENCIATION DES ÉBAUCHES GÉNITALES. 376

1. Matériel et méthodes. 376
2. La Gonade 378

— Témoins mâles 380
— Témoins femelles 382
— Action des œstrogènes (382) ; Action sur les testicules (382) ; Action sur les ovaires (386).
— Action des androgènes (387) ; *A.* Action de la testostérone (387) ; 1) Sur le testicule (387) ; 2) Sur l'ovaire (388) : *B.* Action du sténandiol (388) ; 1) Sur le testicule (388) ; 2) Sur l'ovaire (390).
— Action des hormones gonadotropes (390) ; Sur les testicules (390) ; Sur les ovaires (394).

3. Le tractus génital 395

A. Le canal de Wolff (395) ; Témoins (395) ; Action des œstrogènes (397) ; Action des androgènes (397) ; Action des hormones gonadotropes (397).
B. Le canal de Müller (398) ; Témoins femelles (398) ; Témoins mâles (401).

— Action des œstrogènes chez les femelles 402
a) œstradiol 402
b) stilbœstrol. 405
— Action des œstrogènes chez les mâles 407
a) canaux intacts 407
b) canaux en voie de régression 408
— Action des androgènes chez les femelles 409
a) testostérone 409
b) sténandiol 411
— Action des androgènes chez les mâles 413
a) canaux intacts 413
b) canaux en voie de régression 413
— Action des hormones gonadotropes 414

Pages

C. Le cordon urogénital (415) ; Témoins femelles (416) ; Témoins mâles (417).

— Action des œstrogènes 418
a) Observations chez la femelle 418
b) Observations chez le mâle 419
— Action des androgènes. 420
a) Observations chez la femelle. 420
b) Observations chez le mâle 421
— Action des hormones gonadotropes 422

D. Le Cloaque. 422

1) Le sac urodéal 423
— Témoins mâles 423
— Témoins femelles 430
— Action des œstrogènes chez la femelle 432
— Action des œstrogènes chez le mâle 434
— Action des androgènes chez la femelle 435
— Action des androgènes chez le mâle 437
— Action des hormones gonadotropes. 438
— Action des hormones gonadotropes + hormones sexuelles 439

2) Les formations cloacales 440
— Témoins mâles 440
a) Vue d'ensemble 440
b) Histologie de ces formations 441
— Témoins femelles 444
— Action des œstrogènes 444
— Action des androgènes chez le mâle 445
— Action des androgènes chez la femelle 450
— Action des hormones gonadotropes chez le mâle . . . 450
— Action des hormones gonadotropes chez la femelle . . 452
— Action des hormones gonadotropes + hormones sexuelles 452

III. — DISCUSSION 454

La Gonade. 454
Le canal de Müller 458
Le Cloaque. 460

CONCLUSIONS. 461

AVANT-PROPOS

Le sujet de ce travail m'a été proposé par mon Maître, M. le Professeur J. H. Vivien, Doyen de la Faculté des Sciences de Strasbourg. Je lui suis infiniment reconnaissante de la confiance qu'il a bien voulu me témoigner en m'accueillant dans son laboratoire. Ses conseils et ses suggestions ont guidé et facilité mes recherches ; qu'il trouve ici l'expression de mes plus vifs remerciements.

Je tiens à assurer de ma profonde et respectueuse reconnaissance, M. Et. Wolff, Professeur au Collège de France, mon parrain au C. N. R. S.,

qui a suivi mon travail avec intérêt et sympathie et qui m'a fait l'honneur de participer à mon jury de thèse.

Mes remerciements les plus sincères vont également aux Professeurs P. Joly et F. Stéphan, qui ont bien voulu examiner ce travail.

I. — INTRODUCTION ET HISTORIQUE

A. — Étude d'un cas d'intersexualité spontanée rencontré dans une population d'*Emys leprosa* S., matures et prématures.

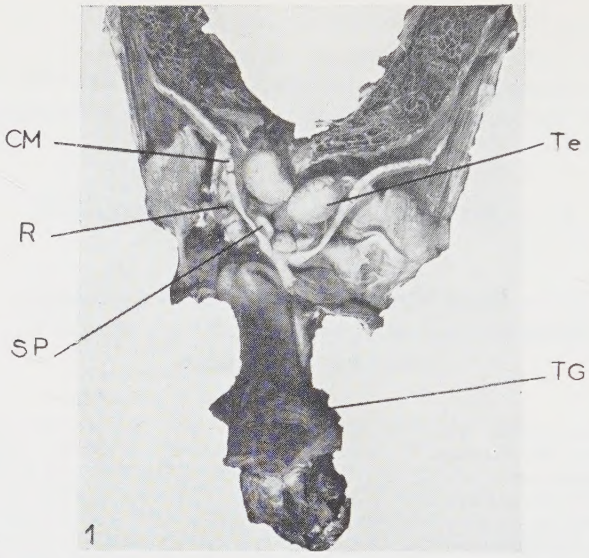
La littérature signale quelques cas d'intersexualité, qui ont été observés chez diverses espèces de Tortues. Fantham (1905) décrit une Tortue mâle du genre *Testudo* possédant un ovotestis à gauche, un testicule à droite et deux oviductes bien développés. Un cas analogue a été décrit par Matthey en 1927. Risley (1933) observe la présence d'ovocytes dans les testicules de deux Tortues mâles du genre *Sternotherus* et interprète ce fait comme la preuve d'une inversion sexuelle spontanée de femelle en mâle. Evans (1939) trouve des rudiments d'épididyme et de canaux efférents chez trois femelles de *Chrysemys picta bellii*. En 1941, Risley décrit une *Chrysemys marginata*, dont les deux testicules, de forme légèrement allongée présentent des ovocytes en croissance au niveau de leur extrémité caudale ; cette Tortue possède à la fois des oviductes, deux épididymes et des canaux efférents. Chez une *Malaclemmys centrata* impubère, dont les ovaires et les oviductes sont de taille réduite, l'ovaire gauche renferme une tumeur médullaire. Combescot (1954) sur l'ensemble des Tortues, *Emys leprosa*, qu'il examine en vue de l'étude de leur sexualité et de leur cycle génital, a trouvé deux cas d'intersexualité naturelle ; le premier concernait une Tortue femelle présentant un pénis comparable à celui d'un mâle, le second, une Tortue mâle possédant deux conduits ayant l'aspect d'oviductes.

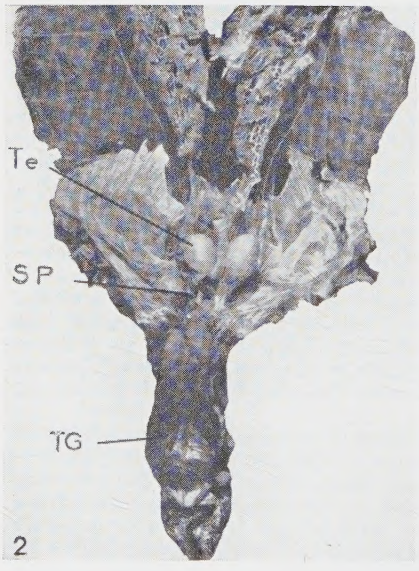
Parmi les Tortues, *Emys leprosa*, adultes autopsiées en vue d'une étude de leur appareil génital, j'ai pu observer un individu présentant en plus de tous les caractères sexuels primaires et secondaires d'un mâle en pleine maturité sexuelle, deux canaux de Müller complets. Les canaux n'ont pas seulement persisté tels qu'on les rencontre à l'état rudimentaire chez tous les mâles au moment de leur éclosion, mais ils se sont développés et différenciés. On se trouve là en présence d'un cas d'intersexualité spontanée, qui souligne la possibilité du développement simultané d'ébauches femelles sur un soma mâle dont l'appareil reproducteur est fonctionnel.

Cet individu possède deux testicules globuleux à surface granuleuse, compartimentée, richement vascularisée. Ces testicules sont reliés par un fin méso, enveloppant de petits canaux efférents, à l'épididyme situé à la surface ventrale du rein. L'épididyme est un organe fusiforme qui longe le rein de la gonade jusqu'à son extrémité postérieure il est essentiellement constitué par le tube contourné du spermiducte ; sa surface présente une pigmentation noire assez prononcée (fig. 1).

De part et d'autre des testicules et des épididymes, toujours à la surface ventrale des reins, s'étendent les canaux de Müller ; ceux-ci débutent nettement en avant des reins par un ostium largement ouvert, situé latéralement contre les poumons ; leur extrémité postérieure s'ouvre dans un urodéum au même niveau que le spermiducte et le canal de la vessie. Les oviductes ont subi à la fois un épaississement et un allongement, qui leur donne un aspect godronné. Comparés à ceux d'une femelle de la même taille (8 centimètres de longueur de carapace) ils sont nettement hypertrophiés. En effet, le développement sexuel de la femelle étant beaucoup plus lent que celui du mâle, le canal de Müller d'une femelle de 8 centimètres de longueur de carapace n'est encore qu'un mince filament rectiligne (fig. 3).

La partie inférieure du tractus urogénital de ce spécimen intersexué, présente un tubercule génital fortement développé, rétracté et replié dans la cavité cloacale ; on peut observer par transparence la pigmentation noire caractéristique du pénis.





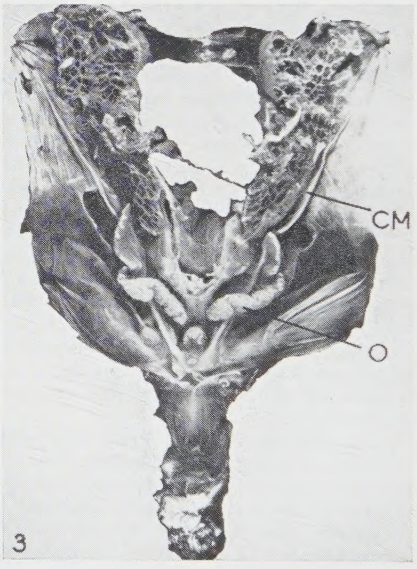


Fig. 1. — Vue macroscopique du système génital d'une Tortue mâle intersexuée, mature ; L. C. = 8 cm.

Fig. 2. — Vue macroscopique du système génital d'une Tortue mâle mature ; L. C. = 8,5 cm.

Fig. 3. — Vue macroscopique du système génital d'une Tortue femelle prématurée ; L. C. = 8 cm.

CM : canal de Müller ; O : ovaire ; R : rein ; SP : spermiducte ; Te : testicule ; TG : tubercule génital.

Par son aspect morphologique, l'appareil génital mâle semble complet et normal ; rien ne le différencie d'un mâle adulte normal (fig. 2), si ce n'est la présence de deux oviductes, qui, au lieu de régresser, se sont développés à l'image de ceux d'une femelle normale.

Mais ce système reproducteur est-il fonctionnel ? Seule une étude histologique de tous les organes génitaux peut nous renseigner à ce sujet.

En vue de cette étude, le tractus génital a été fixé au Bouin ; les coupes sériées des diverses parties ont été colorées à l'hématoxyline-éosine.

1) *Les gonades.*

Les testicules sont en pleine activité spermatogénétique. Ils sont constitués d'un grand nombre de tubes séminifères très larges, où sont représentés tous les stades de la spermatogénèse (fig. 4). Dans un même tube on peut observer de la périphérie vers le centre :

— des spermatogonies, généralement au repos, quelques-unes en division ;

— des spermatocytes en division, la plupart en prophase de méiose ;

— des spermatides, petites cellules arrondies, qui s'allongent en se transformant en spermatozoïdes ;

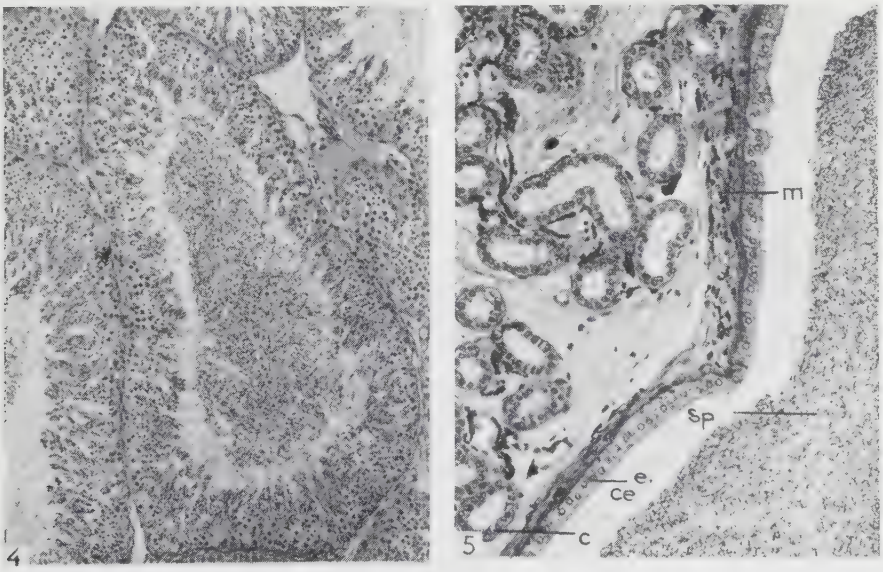


Fig. 4. — Tube séminifère appartenant au testicule d'une Tortue mâle intersexuée ; présence de nombreux spermatozoïdes ; Gr. : × 120.

Fig. 5. — Détail des canalicules de l'épididyme et d'une partie du canal épididymaire ou spermiducte chez une Tortue mâle intersexuée ; Gr. : × 192.

c : canalicule mésonéphrotique ; *ece* : épithélium du canal épididymaire ; *m* : mélanophores ; *sp* : spermatozoïdes.

— les spermatozoïdes se disposent en bouquets comme des aiguilles de pin autour de leur branche ; finalement ils se rassemblent au centre des tubes, d'où ils sont ensuite évacués vers les canaux efférents. La paroi des tubes séminifères renferme en plus de la lignée germinale des éléments nourriciers, cellules de Sertoli parfaitement développées.

Les cellules interstitielles se groupent en petites plages entre les tubes ; elles ont un noyau relativement petit et un cytoplasme clair.

Une tunique albuginée, formée de plusieurs assises de cellules aplaties entoure l'ensemble du testicule à la surface duquel on n'observe plus la moindre trace de résidus corticaux.

2) *Les canaux efférents.*

Ce sont les petits canalicules qui relient le testicule à l'épididyme et servent ainsi à l'acheminement des spermatozoïdes vers le spermiducte. Dans le cas présent, leur lumière, très large, renfermant des spermatozoïdes, est tapissée d'un épithélium plat, formé d'une assise de petites cellules cubiques à noyau central.

3) *L'épididyme.*

C'est une différenciation de la tête du canal de Wolff au niveau du mésonéphros. Sur des coupes transversales on observe deux sortes de sections :

— les unes très larges, dilatées, appartenant au spermiducte, fortement contourné et replié plusieurs fois sur lui-même. Sa lumière est remplie d'un amas de spermatozoïdes ; son épithélium cylindrique, peu élevé, cilié, présente des cellules, à noyau arrondi central ou basal. Autour de l'épithélium se sont développées quelques assises concentriques de fibres musculaires lisses renfermant de nombreux mélanophores,

— les autres sections sont petites, nombreuses, groupées par paquets entourant les circonvolutions du spermiducte : elles appartiennent à des canalicules d'origine mésonéphrotique. Ils sont formés d'un épithélium cylindrique peu élevé, non cilié, tapissant une lumière qui contient souvent des produits de sécrétions.

L'ensemble formé par ces tubules et le spermiducte, appelé canal épididymaire, se trouve noyé dans une masse conjonctive très lâche (fig. 5).

4) *Le canal déférent.*

Il est formé par la partie inférieure du spermiducte. Quelques tubules épididymaires se prolongent jusqu'au niveau, où le spermiducte devient rectiligne. Son épithélium est plus élevé que dans l'épididyme, parfois

légèrement plissé ; il renferme de nombreuses cellules ciliées. La paroi conjonctive, qui l'entoure, renferme des fibres musculaires lisses ; on y distingue deux couches : une couche interne à fibres musculaires circulaires, entourée d'une couche périphérique à fibres longitudinales.

La lumière du canal déférent renferme un amas de spermatozoïdes.

5) *L'oviducte ou le canal de Müller.*

Sa structure correspond exactement à celle d'un oviducte de Tortue femelle normale, en voie de différenciation. Dans un sens cranio-caudal, on distingue nettement quatre segments successifs :

— une partie ostiale, peu étendue, dont l'épithélium cubique, plissé est entouré d'une paroi conjonctive peu épaisse, à tissu assez lâche. Cet ostium s'ouvre largement dans la cavité abdominale ;

— un segment moyen, godronné, s'étendant jusqu'au niveau de la gonade. Son épithélium cylindrique est très élevé et fortement plissé. Il est essentiellement constitué de cellules mucipares, dont le noyau est rejeté à la base par les importantes formations de mucine qui occupent le pôle de la cellule. Quelques cellules ciliées, à noyau allongé, en forme de bâtonnets, sont intercalées, entre les cellules muqueuses. Le chorion d'épaisseur moyenne, présente un tissu assez dense (fig. 7) ;

— un segment juxtagonadique, contourné, replié sur lui-même par suite de l'allongement du canal. Il comporte un épithélium fortement cilié, mais peut être subdivisé en 3 régions : une région antérieure, à la fois ciliée et mucipare, servant de transition avec le segment moyen, suivie d'une partie moyenne, à épithélium cilié, très élevé, et une partie inférieure où commencent à apparaître les formations glandulaires, caractéristiques du segment postérieur. Le chorion épais, est formé d'un tissu conjonctif fibreux dense (fig. 8) ;

— un segment postérieur, constituant le tiers inférieur du canal de Müller. L'épithélium, très élevé, et fortement plissé présente de nombreuses cellules ciliées à noyau allongé alternant avec des cellules à noyau basal. Des invaginations épithéliales donnent naissance à des cryptes glandulaires et des formations tubulaires simples ; ces éléments constituent les ébauches des glandes coquillières. Le chorion très épais, est formé d'un tissu conjonctif fibreux, très dense (fig. 9).

Au niveau du cordon urogénital, la section de l'oviducte est quatre fois plus grande que celle du canal déférent.

Cet oviducte est comparable à celui d'une femelle de 12 centimètres de longueur de carapace ; en effet, chez les femelles de 8 centimètres, c'est-à-dire de la même taille que l'intersexué décrit ici, le canal de Müller est rectiligne et ne présente encore aucune différenciation. Sa structure est uniforme sur toute la longueur : on observe un épithélium cylindrique, peu élevé, entouré d'une mince paroi conjonctive (fig. 6).

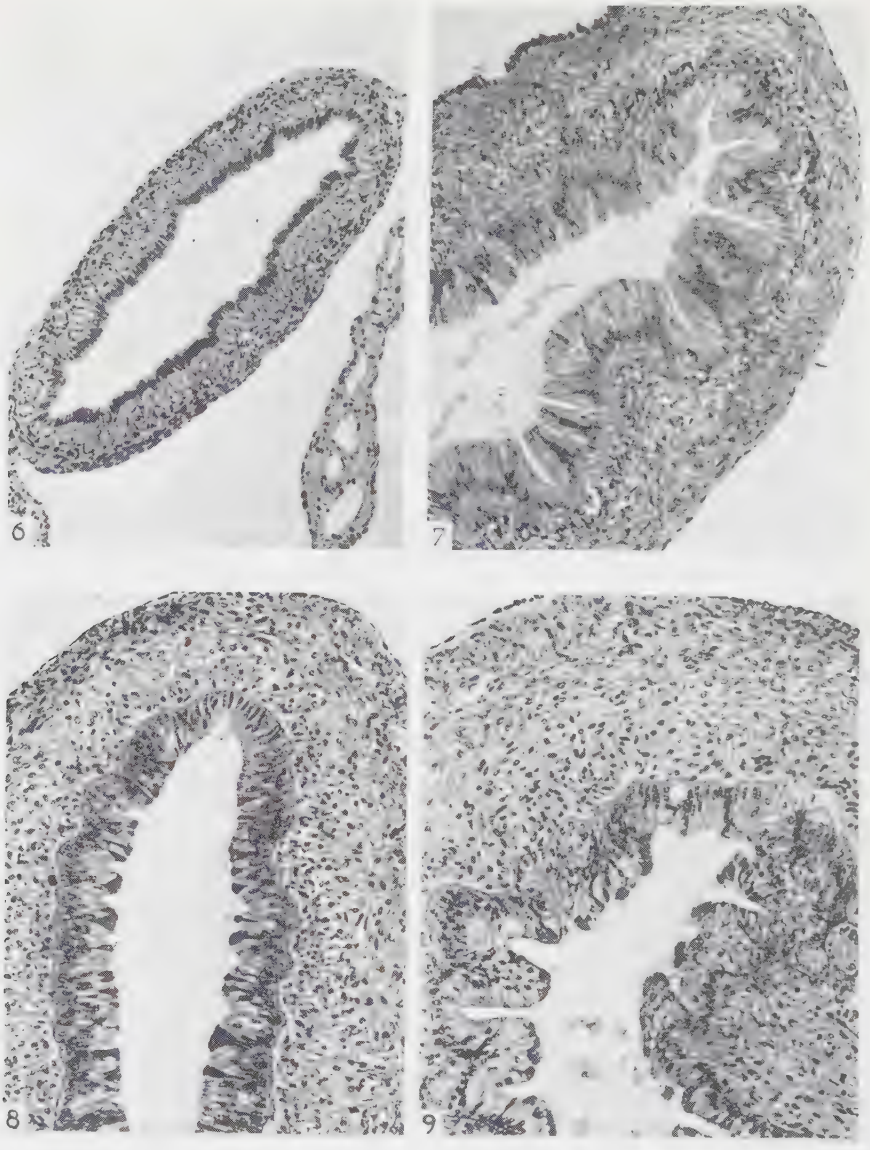


Fig. 6. — Coupe transversale du segment moyen du canal de Müller d'une femelle prématurée (L. C. = 8 cm.).

Fig. 7. — Coupe transversale du segment moyen du canal de Müller d'un mâle intersexué.

Fig. 8. — Coupe transversale du segment juxtagonadique du canal de Müller de l'intersexué.

Fig. 9. — Coupe transversale du segment postérieur du canal de Müller de l'intersexué. Gr. : × 192.

Chez cette Tortue, qui possède un appareil génital mâle fonctionnel, on observe :

d'une part la persistance des canaux de Müller, c'est-à-dire d'une ébauche sexuelle femelle qui, normalement, disparaît au cours de la différenciation chez des animaux mesurant moins de 3 centimètres,

d'autre part, le développement accéléré et une différenciation précoce de cette ébauche qui prend l'aspect et les caractéristiques histologiques d'un oviducte de femelle prématurée.

Les faits décrits à propos de ce cas d'intersexualité spontanée, dont la littérature ne signale, à notre connaissance que quelques exemples analogues (voir références citées plus haut), suggèrent un certain nombre de questions :

1) Quels peuvent être les facteurs et les conditions qui ont permis le maintien de l'ébauche müllérienne ou neutralisé les facteurs qui sont responsables de sa régression chez un mâle normal.

2) Sous quelle influence ou sous quelles influences le canal de Müller a-t-il subi une différenciation caractéristique de l'évolution femelle parallèlement au développement des éléments mâles du tractus génital et notamment d'un testicule fonctionnel.

Pour essayer de répondre à ces questions j'ai été amenée à entreprendre l'étude de l'action de diverses hormones sur le tractus génital de jeunes Tortues de la même espèce au cours de la phase de différenciation et d'établissement de la maturité physiologique fonctionnelle, qui s'étend sur une période très longue après l'éclosion, correspondant à une variation de taille de 2 à 14 centimètres au niveau du diamètre antéro-postérieur de la carapace.

Avant d'exposer les résultats de cette étude expérimentale, je donnerai un historique sommaire des travaux concernant l'action des hormones sexuelles sur la différenciation du système génital des Vertébrés.

B. — Historique.

Grâce aux multiples recherches, portant sur le rôle des hormones dans la différenciation du sexe, entreprises par de nombreux auteurs chez tous les Vertébrés à la suite de l'interprétation du free-martin des Bovidés, proposée par Lillie (1917), le contrôle hormonal de la différenciation sexuelle semble un fait bien établi actuellement. Je me bornerai à évoquer ici les travaux ayant pour objet l'influence des hormones sur la morphogenèse sexuelle, c'est-à-dire la différenciation du tractus génital, et les transformations que peut subir une gonade immature mais sexuellement différenciée sous l'action de ces mêmes substances. En effet, les Tortues, qui ont servi de matériel aux expériences décrites dans ce même mémoire, n'ont été mises en traitement qu'après l'éclosion ; à ce moment la différenciation des gonades est déjà presque totalement achevée, bien que les testicules présentent encore des résidus corticaux. Le tractus génital n'est pas encore orienté sexuellement : les canaux de Müller, les canaux de Wolff et l'ébauche de l'organe copulateur sont identiques dans les deux sexes.

Les travaux concernant les Vertébrés autres que les Reptiles ne sont signalés que très sommairement, étant donné que certains résultats et leur interprétation seront repris en détail au cours de la discussion à la fin du mémoire.

1) *Les Poissons.*

a) Les Élasmobranches

La plupart des expériences ont été faites sur la petite Roussette, *Scyliorhinus caniculus.*

Chieffi (1952, 1953, 1954) et Thiebold (1952 et 1954) ont montré que le propionate de testostérone stimule les canaux de Wolff et le mésonéphros et provoque une hypertrophie du segment antérieur du canal de Müller. Sous l'influence du benzoate d'œstradiol les canaux de Müller sont maintenus chez le mâle et la région de la glande coquillière se différencie précocement chez la femelle ; les canaux de Wolff sont également stimulés (Thiebold, 1954).

b) Les Actinoptérigiens

Le système génital de ces poissons présente tant de particularités et leur sexe est tellement labile, que dans l'état des connaissances actuelles, leur réaction aux traitements hormonaux ne peut être comparée à ce que l'on observe chez les autres Vertébrés.

2) *Les Amphibiens.*

Puckett (1939) chez *Rana pipiens*, Blair (1940) chez *Bufo fowleri*, Adams, Gay et Terzian (1941) chez *Triturus viridescens* observent que le propionate de testostérone administré après la métamorphose provoque une stimulation des canaux de Wolff et des canaux de Müller dans les deux sexes. Ces résultats s'opposent à ceux qu'obtient Gallien (1944) chez *Rana temporaria* et dont tous les animaux sont masculinisés (gonades mâles, absence de canaux de Müller, développement des canaux de Wolff) par la testostérone, même si le traitement n'est commencé qu'après la métamorphose.

Chez *Acris gryllus* Greenberg (1942) provoque une hypertrophie de la région terminale du canal de Wolff ou vésicule séminale chez le mâle et une hypertrophie des oviductes, accompagnée d'une activité sécrétrice des glandes coquillières chez la femelle à la suite d'un traitement à la testostérone.

Une injection de 0,3 mg. d'œstradiol provoque chez *Rana pipiens*, traitée immédiatement après la métamorphose une hypertrophie et une différenciation des oviductes de la femelle et des canaux de Müller du mâle (Schreiber et Rugh, 1945).

3) *Les Oiseaux.*

Chez l'embryon de Poulet, Dantchakoff (1937 et 1938), Wolff Et., Wolff Em. et Strudel (1948) montrent que la testostérone provoque la régression des canaux de Müller et l'hypertrophie des canaux de Wolff ; Wolff (1936 et 1937) constate que l'androstérone exerce à la fois une action androgène et gynogène sur les embryons mâles. Les œstrogènes provoquent une féminisation des embryons mâles, dont les canaux de Müller sont maintenus et plus ou moins développés selon le degré d'intersexualité (Wolff et Ginglinger, 1935 ; Wolff, 1939 ; Wolff Et. et Wolff Em., 1947) ; des résultats analogues ont été obtenus par Gaarenstroom (1939) ; Stoll (1945) constate que le propionate de testostérone, injecté à des embryons de Poulet, à deux jours d'incubation, entraîne l'agénésie de la moitié caudale des canaux de Müller dans les deux sexes ; Thiebold (1962) montre

que des greffes cœlomiques de testicules embryonnaires, pratiquées chez des embryons de Poulet, âgés de 50 heures, freinent le développement des canaux de Müller, qui n'ont pas atteint le cloaque au moment où débute la régression.

Du benzoate d'œstradiol injecté à des embryons de Canard entraîne la régression du tubercule génital dans les deux sexes, alors que le propionate de testostérone en stimule la croissance (Em. Wolff, 1950).

Juhn et Gustavson (1930), Wolff (1936), Riddle et Lahr (1944) en injectant des œstrogènes à des jeunes Poulets immatures observent une maturation précoce des oviductes.

Une spermatogénèse précoce, une hypertrophie de l'ovaire et de l'oviducte ont été obtenus par des nombreux auteurs à la suite de l'administration d'hormones gonadotropes à des Poulets, des Canards ou des Pigeons immatures.

4) *Les Mammifères.*

L'injection de fortes doses d'androgènes à des femelles gestantes de Souris par Raynaud (1937, 1938, 1939, 1940, 1941), de Rat par Green, Burill et Ivy (1938, 1939), de Lapin par Jost (1943, 1945, 1948) de Taupe par Godet (1946), induit chez les embryons femelles le développement de voies génitales mâles, de glandes annexes et d'organes génitaux externes mâles à côté des voies génitales femelles. Les œstrogènes exercent une action inhibitrice sur les canaux de Wolff, les glandes annexes et les organes génitaux externes des embryons mâles de Souris (Raynaud) et de Rat (Green, Burill et Ivy) tout en provoquant le développement des canaux de Müller.

Des androgènes injectés à de jeunes Opossums, 1 à 2 jours après la naissance par Burns (1939) et Moore (1941) ont une action ambivalente sur les conduits génitaux : les canaux de Wolff et les canaux de Müller sont stimulés dans les deux sexes ; Burns observe la dilatation du sinus urogénital et le développement d'un phallus chez le mâle et la femelle. En injectant des œstrogènes à de jeunes Opossums, Moore (1941) observe une stimulation des conduits génitaux des deux sexes, mais aucune modification au niveau des gonades, alors que Burns (1950 et 1959) obtient une inversion complète des testicules.

5) *Les Reptiles.*

a) Les Lacertiliens

C'est aux Lacertiliens que se sont adressés la plupart des auteurs ayant étudié l'influence des hormones sur la morphogénèse de l'appareil génital des Reptiles.

— Regamey (1935), après avoir étudié les caractères sexuels prépubéraux et postpubéraux de *Lacerta agilis* et les effets de la castration sur ces derniers (arrêt de l'activité sécrétrice de l'épididyme, du segment sexuel du rein et de l'oviducte, réduction des organes fémoraux et du pénis chez le mâle, de la fossette urogénitale chez la femelle), constate que la greffe des glandes génitales, l'injection d'extraits testiculaires ou hypophysaires n'ont aucun effet sur les caractères sexuels des Lézards normaux ou castrés.

— Evans (1935), Kehl (1955), Turner (1935), Mellish (1936), Mellish et Meyer (1937) provoquent, en administrant des hormones hypophysaires à divers Lézards pendant la période du repos sexuel une stimulation nette des testicules, des ovaires et des caractères sexuels secondaires.

— Clapp (1937) constate que les œstrogènes inhibent les testicules chez *Anolis caroliniensis* tout en stimulant le canal déférent et la région cloacale.

— A la suite d'une injection de folliculine dans l'aire embryonnaire d'œufs extraits des oviductes de Lézards femelles, Dantchakoff (1937, 1938) observe une stimulation du cortex et de la médulla au niveau de la gonade femelle, le développement d'un cortex et l'inhibition de la médulla au niveau de la gonade mâle. Les canaux de Müller se développent et sont hypertrophiés dans les deux sexes ; les tissus de la

région cloacale, fortement épaissis, subissent une prolifération et une kératinisation non accompagnée de desquamation. Ces résultats servent d'appui à la théorie de Dantchakoff, selon laquelle le sexe hétérogamétique est dominant par rapport au sexe homogamétique : en effet, le sexe mâle, étant chez les Reptiles le sexe homogamétique, est très sensible à l'action de la folliculine, hormone du sexe hétérogamétique.

— Kehl (1938) obtient une stimulation de la muqueuse de l'oviducte et du segment sexuel du rein en injectant du benzoate d'andostérone à des femelles d'*Uromastix acanthinurus* pendant la période du repos sexuel.

— L'hypertrophie des oviductes, observée par Gorbmann (1939) chez *Sceloporus occidentalis*, est légèrement plus importante à la suite d'un traitement à la testostétone qu'à la suite d'un traitement à l'œstrone, qui exerce une légère inhibition sur les testicules et l'épididyme chez le mâle.

— Noble et Greenberg (1940) implantent des pastilles de propionate de testostérone sous la peau de Caméléons des deux sexes, castrés et normaux, matures et immatures ; les oviductes et les ovaires de toutes les femelles matures et immatures sont fortement stimulés ; la région cloacale présente une kératinisation intense chez tous les animaux traités ; les canaux de Wolff appartenant aux mâles et aux femelles immatures sont nettement hypertrophiés. Des résultats analogues sont enregistrés à la suite d'un traitement au dipropionate d'œstradiol ; ce dernier, cependant, n'a aucune action sur l'épididyme et le canal déférent des mâles adultes castrés, alors qu'il provoque une dilatation du canal de Wolff chez les Caméléons immatures.

— L'injection d'extraits hypophysaires de Mammifères ne réussit pas à stimuler le canal déférent atrophié à la suite de la castration d'*Anolis caroliniensis* mâle par Evans et Clapp (1940).

— Forbes (1941) signale que chez *Sceloporus* immature la testostérone induit une spermatogénèse précoce et produit une hypertrophie de l'épididyme et des canaux efférents. Un traitement aux œstrogènes a entraîné une très forte mortalité, mais le seul mâle, ayant survécu, présentait un segment müllérien persistant fortement hypertrophié.

— L'injection de benzoate d'œstradiol par Reynolds (1943) à des animaux matures d'*Eumeces fasciatus* ne produit qu'une faible régression testiculaire. En 1947, le même auteur constate que le Progynon stimule légèrement l'hémipénis rudimentaire des femelles ; le propionate de testostérone stimule l'hémipénis des mâles au repos sexuel.

— Panigel (1956) injecte de fortes doses d'acétate de testostérone à des femelles ovariectomisées de *Zootoca vivipara* et observe une stimulation très nette des oviductes ; l'auteur interprète ces résultats en attribuant un caractère ambisexuel à l'oviducte de *Zootoca*, puisqu'en l'absence de gonades il ne peut y avoir qu'une action directe de l'hormone sur l'oviducte.

— Raynaud (1959 et 1960) étudie la différenciation sexuelle chez l'embryon d'Orvet *(Anguis fragilis)* ; la destruction de l'ébauche hypophysaire par une irradiation aux rayons X pratiquée au stade de la différenciation sexuelle des gonades, entraîne le maintien des canaux de Müller chez l'embryon mâle.

— Du benzoate d'œstradiol injecté par Dufaure (1961) à des embryons de *Zootoca vivipara* provoque une atrophie du pénis dans les deux sexes ; le propionate de testostérone loin de provoquer une stimulation, inhibe le développement du pénis chez les embryons traités avant la différenciation sexuelle.

b) Les Ophidiens

— Schæffer (1933), Cieslak (1945), réussissent à compenser l'atrophie des organes génitaux consécutive à l'hypophysectomie chez des Serpents mâles adultes du genre *Thamnophis* par des extraits hypophysaires.

— Clausen (1935), Kahn (1939), Bragdon (1950, 1951) ont étudié l'action de l'ovariectomie sur la gestation chez divers Serpents femelles ; suivant le stade auquel les auteurs interviennent, il y a soit avortement, soit naissance d'animaux morts au moment de la mise bas normale.

— Le seul travail connu concernant l'action des hormones sexuelles sur la différenciation sexuelle des Serpents est celui de Hartley (1945) sur *Thamnophis*. L'hormone est injectée soit aux femelles gestantes, soit directement dans la cavité amnio-

tique des embryons contenus dans l'oviducte. Le propionate de testostérone agit très peu sur la région corticale de la gonade, mais exerce une importante stimulation sur la médulla, où les tubules séminifères se différencient précocement ; les canaux de Müller sont légèrement stimulés. Les testicules réagissent très peu au dipropionate d'œstradiol, la région corticale des ovaires subit un épaississement ; les canaux de Wolff ne subissent aucune modification alors que les canaux de Müller sont fortement hypertrophiés.

c) Les Crocodiliens

Forbes est le seul auteur ayant entrepris l'étude des influences hormonales sur le système reproducteur d'un Crocodilien. Il administre d'une part des hormones hypophysaires (1933-1934, 1937), d'autre part des hormones sexuelles œstrogènes ou androgènes (1938), à des Alligators immatures âgés de 3 à 18 mois.

Les extraits alcalins d'hypophyse de Mouton provoquent une hypertrophie considérable des ovaires et des testicules, sans jamais induire cependant le déclenchement d'une spermatogénèse ; les canaux de Wolff ne réagissent pas au traitement alors que les canaux de Müller de la femelle sont nettement hypertrophiés.

Des injections prolongées d'œstrogène stimulent la croissance du cortex ovarien et testiculaire sans produire d'effet visible sur la médulla ; quant aux oviductes, ils sont fortement hypertrophiés chez les femelles, alors que les résidus de canaux de Müller subsistant à ce stade, chez le mâle, ne sont que faiblement stimulés.

Seul un nombre réduit des animaux traités au propionate de testostérone a survécu jusqu'à la fin de l'expérience ; Forbes se limite alors à décrire les effets obtenus sur les organes sexuels accessoires ; il observe une hypertrophie du pénis chez le mâle, mais aucun effet sur l'hémipénis de la femelle.

De nouvelles injections de propionate de testostérone faits par Forbes en 1939 lui permettent d'observer en plus de l'hypertrophie du pénis une forte stimulation des oviductes.

d) Les Chéloniens

Les Chéloniens constituent le groupe le plus primitif des Reptiles ; on ne connaît que très peu de travaux traitant du contrôle hormonal de leur morphogénèse sexuelle.

— Kehl (1930) injecte pendant 3 à 4 semaines tous les deux jours 5 u. i. de folliculine à des femelles prépubères de *Testudo iberica* présentant 8 à 10 centimètres de longueur de carapace. Il obtient une différenciation précoce des oviductes qui sont dilatés et dont les cellules épithéliales se différencient en cellules sécrétrices et en cellules ciliées.

— Risley (1940) obtient une inversion partielle d'ovaire en testicule (cortex très mince, mais fertile ; cordons médullaires envahissant la plus grande partie de la gonade) chez des embryons femelles de *Chrysemys marginata* après injection de 0,25 mg. de propionate de testostérone dans l'œuf au stade gastrula. Les organes sexuels secondaires (canaux de Wolff, canaux de Müller, formations cloacales) ne réagissent pas au traitement.

— En 1941, le même auteur étudie l'action des hormones sexuelles et gonadotropes sur le système urogénital de *Malaclemmys centrata* immature, traité 2 à 2 mois 1/2 après l'éclosion.

Le propionate de testostérone accélère la maturation du testicule (apparition de tubules séminifères) et produit une réduction de la taille de l'ovaire, mais pas de changement au niveau de la médulla ; les canaux de Wolff sont stimulés dans les deux sexes. Les canaux de Müller sont hypertrophiés et différenciés chez la femelle, alors qu'ils ne sont que faiblement dilatés chez le mâle ; il y a une stimulation du pénis chez tous les animaux mâles et femelles.

Le dipropionate d'œstradiol n'a pas d'influence sur les ovaires, mais produit une réduction de la taille des testicules en même temps qu'un épaississement des résidus corticaux ; les canaux de Wolff réagissent de la même façon qu'à la testostérone ; les canaux de Müller des femelles sont fortement hypertrophiés, mais leur activité sécrétrice est nettement inférieure à celle qu'on observe à la suite d'un traitement à la testostérone ; chez le mâle Risley n'observe qu'un simple élargissement des segments mülleriens persistants ; il n'y a pratiquement pas de réaction au niveau de l'organe copulateur.

Les hormones hypophysaires n'ont pas d'action notable sur le système génital de la femelle. Chez le mâle l'hypertrophie testiculaire s'accompagne de la différenciation des cellules interstitielles et des tubules séminifères ; les canaux de Wolff subissent une action androgène ; le pénis se différencie et s'accroît.

— Combescot (1956) fait des implantations d'œstradiol et de testostérone à des femelles impubères d'*Emys leprosa*, dont la longueur de la carapace atteint 7 à 10 centimètres 6 à 8 mois plus tard, les animaux traités à l'œstradiol présentent un allongement et un épaississement des oviductes, dont les différenciations épithéliales sont identiques à celles observées chez les Tortues de 13 centimètres, qui amorcent leur maturation sexuelle. Chez les femelles traitées à la testostérone l'oviducte est également hypertrophié et présente un épithélium muqueux, très élevé, et des glandes, peu nombreuses, s'enfonçant à partir de l'épithélium dans l'épaisseur du chorion.

En 1958, le même auteur provoque une stimulation des testicules matures pendant la période du repos sexuel à la suite d'injections d'extraits hypophysaires chez *Emys leprosa*.

Mes travaux entrepris en 1955 sous la direction de M. le Professeur Vivien, sur la même espèce, *Emys leprosa*, ont fait l'objet d'une première publication en 1956 (J. H. Vivien et Y. Stéfan).

II. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA DIFFÉRENCIATION DES ÉBAUCHES GÉNITALES CHEZ *EMYS LEPROSA* S. APRÈS L'ÉCLOSION

1 — Matériel et méthodes.

C'est la Tortue d'eau douce, *Emys leprosa* S, espèce vivant en Afrique du Nord, qui a servi de matériel d'expérience. Ces animaux ont été maintenus en laboratoires, dans des aquaterrariums dont l'eau était portée à une température voisine de 25° ; il fallait changer l'eau journellement et y ajouter de temps à autre quelques gouttes de germicide pour empêcher la formation de champignons qui se fixent facilement sur la peau et la carapace des Tortues. Tous les deux jours ces dernières étaient nourries de larves de chironomes, de tubifex ou de Poisson, parfois de têtards de Batraciens, dont elles étaient friandes. La pièce dans laquelle séjournaient les animaux était bien chauffée afin que la température ambiante ne descende pas en dessous de 25°.

Pour mes expériences, je me suis adressée à de très jeunes animaux, âgés de 1 à 12 mois ; les dimensions de la carapace de ces animaux varient de L = 2,5 cm. à L = 3,5 cm. La différenciation sexuelle de la gonade et du tractus génital s'effectue très lentement chez les Tortues. Ainsi, dans le cas d'*Emys leprosa*, tous les animaux du sexe mâle possèdent encore deux canaux de Müller intacts au moment de l'éclosion ; leur régression ne se fait qu'au cours de la première année. D'autre part, les gonades, de ces mêmes individus présentent souvent des plages plus ou moins importantes de résidus corticaux à leur surface.

Diverses substances hormonales, sexuelles et gonadotropes, ont été injectées à des animaux, dont la carapace présentait une longueur variant entre L = 2,5 et L = 3,5 cm. Ces Tortues, ne présentant pas à cet âge de caractères sexuels externes, j'ai pris un nombre suffisant d'animaux pour chaque lot (40 à 50 individus), afin d'obtenir au hasard une distribution sensiblement égale des deux sexes. Il faut préciser que les variations de l'ordre de quelques millimètres observées dans les dimensions de la carapace, ne permettent pas de préjuger de l'état d'évolution exact du tractus génital. Nos interventions ont donc été faites chaque fois sur une série d'animaux comportant en même temps des mâles très

Hormone utilisée	Lot d'animaux	Concentration de la solution	Solvant	Volume utilisé à chaque inject.	Dose par injection	Dose totale	Nombre d'inject.	Intervalle entre chaque injection	Mortalité en % en fin d'expérience
Stilbœstrol « Borne » (diethyl-stilbœtsrol)	I	10 mg/1 cm³	Sol. huil.	1/40 cm³	0,25 mgr.	5 mgr.	20	3 jours	90
	II					3,75 mgr.	15	3 »	80
	III					3 mgr.	12	7 »	75
	IV					4 mgr.	16	15 »	80
	V					3 mgr.	12	15 »	60
	VI					2,5 mgr.	10	15 »	50
Benzogynestryl « Roussel » (benzoate d'Oestradiol)	VII	5 mg/1 cm³	sol. huil.	1/20 cm³	0,25 mgr.	3 mgr.	12	7 jours	60
	VIII					2,5 mgr.	10	15 »	50
Oestradiol-Retard « Pharlon » (valérianate d'Oestradiol)	IX	10 mg/1 cm³	Sol. huil.	1/20 cm³	0,5 mgr.	3 mgr.	6	15 jours	80
	X					2.5 mgr.	5	30 »	50
Sténandiol « Gremy » (dipropionate d'androstenediol)	XI	50 mg/2 cm³	sol. physiol.	1/40 cm³	0,62 mgr.	8,06 mgr.	13	7 jours	50
	XII					4,34 mgr.	7	15 »	30
Stérandryl « Roussel » (Propionate de testostérone)	XIII	10 mg/1 cm³	sol. huil.	1/20 cm³	0,5 mgr.	5 mgr.	10	7 jours	60
	XIV			1/40 cm³	0,25 mgr.	3 mgr.	12	7 »	50
	XV			1/40 cm³	0,25 mgr.	2,5 mgr.	10	15 »	30
Testostérone-Retard « Rolland » (cyclopentylpropionate de testostérone)	XVI	50 mg/1 cm³	sol. huil.	1/40 cm³	1,25 mgr.	2,5 mgr.	2	30 jours	30
	XVII					2,5 mgr.	2	60 »	25
Gonadotrophine sérique « Roussel »	XVIII	2400 u. i./1 cm³	sol. physiol.	1/20 cm³	120 u. i.	480 u. i.	4	7 jours	30
	XIX	800 u. i./1 cm³		1/40 cm³	40 u. i.	200 u. i.	5	20 »	10
	XX	800 u. i./1 cm³		1/40 cm³	20 u. i.	200 u. i.	10	15 »	10
Gonadotrophine chorionique « Roussel »	XXI	1000 u. i./1,25 cm³	sol. physiol.	1/40 cm³	20 u. i.	200 u. i.	10	15 jours	5
Stilbœstrol + Gonadotrophine sérique	XXII	10 mg/1 cm³	sol. huil.	1/40 cm³	0,25 mgr.	2,5 mgr.	10	10 jours	30
		800 u. i./1 cm³	sol. physiol.	1/40 cm³	20 u. i.	200 u. i.			
Stérandryl + Gonadotrophine sérique	XXIII	10 mg/1 cm³	sol. huil.	1/40 cm³	0,25 mgr.	2,5 mgr.	10	10 jours	35
		800 u. i./1 cm³	sol. physiol.	1/40 cm³	20 u. i.	200 u. i.			
Oestradiol-Retard + Gonadotrophine sérique	XXIV	10 mg/1 cm³	sol. huil.	1/20 cm³	0,5 mgr.	5 mgr.	5	20 jours	40
		800 u. i./ 1 cm³	sol. physiol.	1/20 cm³	40 u. i.	200 u. i.			
Testostérone-Retard + Gonadotrophine sérique	XXV	50 mg./1 cm³	sol. huil.	1/40 cm³	1,25 mgr.	2,5 mgr.	2	50 jours	40
		800 u. i./1cm³	sol. physiol.	1/20 cm³	40 u. i.	200 u. i.	5	20 »	
Huile d'olive pure	XXVI			1/20 cm³					20
	XXVII			1/40 cm³					15
Solution physiologique	XXVIII			1/20 cm³					5
	XXIX			1/40 cm³					5

jeunes, qui possédaient encore deux canaux de Müller intacts, et des mâles plus âgés, dont les canaux de Müller étaient plus ou moins regressés et la gonade plus ou moins pourvue de plages corticales.

Les jeunes Tortues supportaient mal les fortes doses d'hormones sexuelles, administrées sous la forme d'injections répétées à des intervalles de temps très courts. En réduisant les doses et en espaçant les injections, j'ai pu constater que non seulement la mortalité diminuait, mais que les résultats observés étaient bien plus nets et plus concluants. Ainsi, j'ai été amenée à entreprendre un grand nombre d'expériences, et à reprendre souvent plusieurs fois le même genre de traitement dans des conditions différentes. Les procès-verbaux de ces expériences se trouvent résumés dans le tableau ci-dessus :

Les injections ont été faites sous le platron par voie latérale postérieure et la solution hormonale déposée immédiatement en arrière de l'ombilic. Cette solution le plus souvent huileuse, s'étale sur la surface ventrale du péritoine et diffuse ensuite rapidement dans toute la cavité abdominale. Généralement le traitement a été étendu sur une période de trois à quatre mois, et les animaux autopsiés 5 à 8 mois après la première injection. Dans le cas des traitements aux hormones gonadotropes pures, ou combinées aux hormones sexuelles, quelques Tortues de chaque sexe ont été sacrifiées tous les 15 jours du 2e jusqu'au 7e mois de l'expérience. Pour chaque série d'expériences, des animaux témoins ont été maintenus durant toute la durée du traitement dans les mêmes conditions que les animaux traités, et sacrifiés en même temps que ces derniers. Certains d'entre eux ont reçu des injections d'huile neutre correspondant aux supports normaux employés pour l'introduction des substances actives. Quelques témoins ont également été autopsiés au début de chaque expérience.

A l'autopsie l'ensemble de l'appareil urogénital a été prélevé et fixé au Bouin aqueux. L'étude histologique de la gonade, du canal de Müller et du canal de Wolff a été faite sur des coupes transversales sériées, de 5 microns d'épaisseur. La partie inférieure du tractus urogénital a été étudiée à la fois sur des coupes transversales, sagittales et frontales, toutes sériées. La plupart de ces coupes ont été colorées à l'hématoxyline-éosine, quelques-unes concernant la gonade et le canal de Müller selon la méthode de Gomori. L'activité sécrétrice des glandes muqueuses et des glandes coquillères, qui se sont développées au niveau des canaux de Müller des animaux traités à l'œstradiol, a été mise en évidence par certaines colorations spécifiques (P. A. S., aldéhyde-fuchsine ou bleu de toluidine).

2. — La gonade.

Les gonades sont des organes pairs, situés à peu près à la même hauteur, sur la partie ventrale antérieure des reins, auxquels ils sont rattachés par un mince méso.

— Risley (1933) a décrit la différenciation normale des gonades chez la Tortue musquée *Sternotherus odoratus*. Il constate qu'au cours de son développement embryonnaire cette Tortue passe successivement par un stade indifférencié et un stade amphisexuel.

Le stade indifférencié s'observe chez les embryons dont la carapace atteint une longueur de 6 à 7,5 mm. (6 à 7,5 mm. L. C.). A ce stade les cellules germinales se répartissent en nombre égal dans les cordons sexuels médullaires et dans l'épithélium germinal cortical des ébauches gonadiques.

La différenciation sexuelle débute au stade 7,5 mm. L. C. Les cellules germinales de l'épithélium germinatif se divisent activement pour former un cortex épais enveloppant une région médullaire formée de cordons sexuels et de tissu conjonctif. A ce moment médulla et cortex présentent les mêmes proportions chez tous les individus. Cette période amphisexuelle intéresse les embryons de 7,5 mm. L. C. à 11 mm. L. C.

Chez les embryons de 11 à 14 mm. L. C., les extrémités antérieures et postérieures de la gonade présentent une organisation typiquement ovarienne ; les cordons sexuels ne sont bien développés que dans la région moyenne de la gonade.

Testicules et ovaires ne peuvent être distingués avec certitude que chez un embryon dépassant 14 millimètres L. C. A partir de ce stade, dans l'ovaire les cordons médullaires se détachent du cortex épithélial et commencent à dégénérer pour faire place à une structure lacuneuse. Dans le testicule les cordons médullaires restent collés au cortex et différencient un syncitium sertolien qui accompagne les gonies ; L'épithélium germinal cortical, qui subit une involution par sa face péritonéale, effectue par sa face de contact avec la médulla une nouvelle poussée de cordons médullaires. Les testicules encore très allongés à ce stade, gardent une morphologie générale proche de celle des ovaires.

Chez les embryons de 14 à 20 millimètres L. C., la différenciation se poursuit dans le sens femelle par la régression de la médulla et le développement du cortex où apparaissent d'abord des ovogonies, puis des ovocytes, et dans le sens mâle par la régression du cortex et le développement des cordons médullaires. Ainsi les gonades mâles diminuent de taille, deviennent plus courtes et plus arrondies par suite de la disparition de leurs parties purement corticales (extrémités antérieures et postérieures). Les gonades femelles au contraire, continuent de s'allonger dans le sens cranio-caudal.

Peu de temps après l'éclosion (jeunes Tortues de 20 à 25 millimètres L. C.) la gonade mâle présente un cortex réduit à une simple couche de cellules épithéliales contenant encore quelques cellules germinales intactes. Les cordons médullaires qui forment la partie essentielle du testicule, ne possèdent pas encore de lumière ; ils ont augmenté en nombre et se sont élargis ; de nouveaux cordons peuvent encore se former à partir de l'épithélium germinatif persistant. Dans l'ovaire les cordons sexuels sont de taille réduite et commencent à dégénérer en même temps que se

forment des cavités médullaires irrégulières ; des éléments conjonctifs les séparent nettement du cortex où le nombre des ovogonies et des ovocytes a augmenté.

— Combescot (1954) a décrit le cycle sexuel mâle et en particulier la spermatogénèse chez *Emys leprosa*. En février il observe encore des spermatozoïdes appartenant au cycle antérieur dans la lumière des tubes séminifères ; les cellules interstitielles sont volumineuses. En mai, les spermatogonies se multiplient et l'interstitiel glandulaire est très développé. Les spermatocytes effectuant leur réduction chromatique, apparaissent en juin ; pendant que l'interstitiel régresse. En août, la paroi des tubes séminifères présente tous les stades de la spermatogénèse et de la spermiogénèse, l'interstitiel a subi une forte réduction. Les spermatozoïdes prédominent nettement en octobre, alors que l'interstitiel demeure réduit. En hiver, le testicule reste au repos. Combescot a également étudié le cycle de l'ovaire en montrant les variations de la taille, du poids et du nombre des œufs contenus dans l'ovaire à différentes périodes de l'année.

Observations personnelles sur Emys Leprosa

Témoins males

Les testicules des animaux qui m'ont servi de témoins ont une forme plus ou moins allongée suivant le stade de leur développement. Chez les individus, très jeunes (L = 2,5 à L = 2,8) qui possèdent deux canaux de Müller complets, ou très peu régressés, la gonade présente une forme losangique, allongée, s'étendant sur 1/4 de la longueur des reins ; les extrémités antérieures et postérieures sont assez effilées (fig. 10) ; lorsque la régression des canaux de Müller est déjà nettement avancée, les gonades sont plus courtes et plus globuleuses ; elles ont une forme ovale, et leur longueur ne dépasse guère le 1/5 de la longueur des reins correspondants. Dans les deux cas la surface des testicules est parfaitement lisse.

L'examen histologique montre que la partie médullaire bien développée, très compacte, forme l'essentiel de la gonade (fig. 12). On y observe de nombreux cordons médullaires qui ne présentent pas encore de lumière. Ces cordons renferment tous des cellules germinales, dont le noyau sphérique, de grande taille, est au repos. De minces couches de tissus conjonctifs entourent les cordons et occupent les espaces qui les séparent. Des résidus corticaux subsistent sous la forme de cellules germinales isolées ou groupées par petits paquets dans l'épithélium superficiel de la plupart des testicules. Parfois, on peut observer un cordon médullaire prenant naissance à partir de cet épithélium. Les plages corticales s'étendent généralement à la surface ventrale des gonades. A certains endroits les cordons sexuels sont séparés du cortex par une mince couche de tissu conjonctif

correspondant à la tunique albuginée en voie de formation. Chez les individus très jeunes, les extrémités antérieure et postérieure de la gonade présentent encore d'importantes formations corticales. Par contre, les gonades mâles, dont les canaux de Müller sont déjà régressés, ne possèdent plus guère de résidus corticaux ; une mince tunique albuginée enveloppe déjà complètement le testicule.

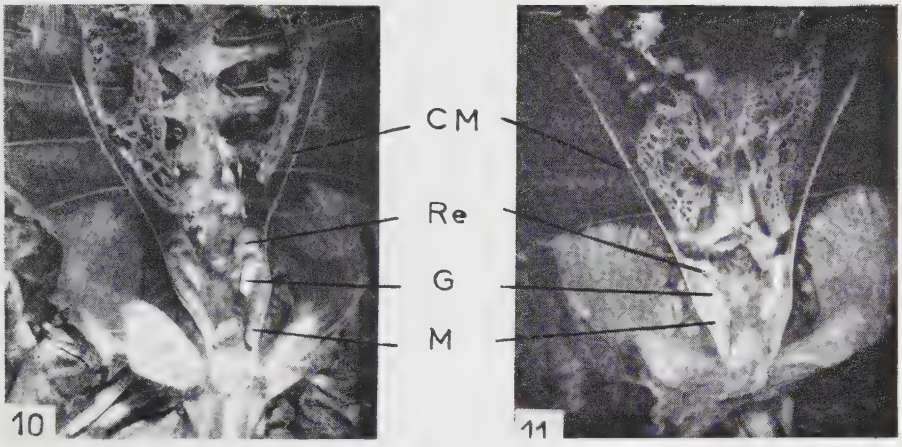


Fig. 10. — Vue macroscopique du système génital d'un témoin mâle.

Fig. 11. — Vue macroscopique du système génital d'un témoin femelle.
CM : canal de Müller ; G : gonade ; M : mésonéphros ; Re : rein.

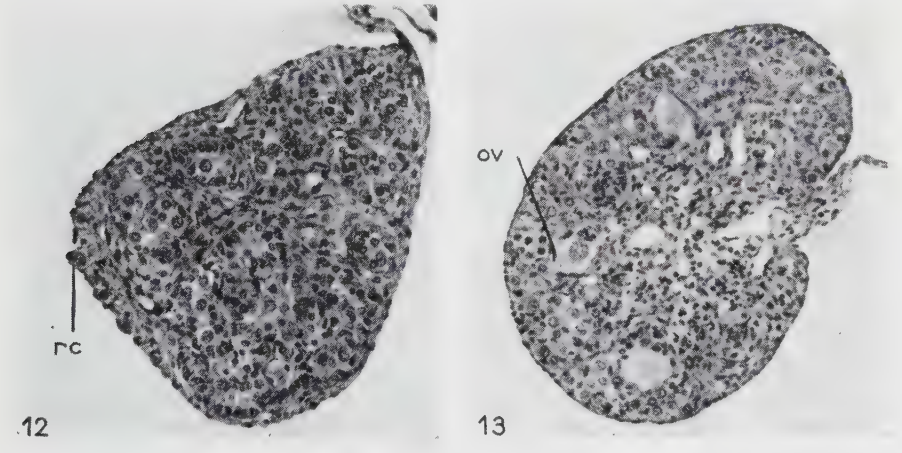


Fig. 12. — Coupe transversale d'un testicule témoin ;
rc : résidu cortical ; Gr. : × 208.

Fig. 13. — Coupe transversale d'un ovaire témoin ;
ov : ovocyte ; Gr. : × 208.

Témoins femelles

Les ovaires sont de forme très allongée ; ils s'étendent sur les 2/3 antérieurs des reins. Leur surface est lisse chez les jeunes individus, légèrement bosselée lorsque leur développement est un peu plus avancé (fig. 11).

Du point de vue histologique, on peut observer une partie centrale, médullaire encore importante, essentiellement constituée de tissu conjonctif ; ce dernier renferme quelques petites lacunes, tapissées d'une assise de cellules épithéliales très étirées et aplaties. Le cortex périphérique est bien développé ; il renferme de nombreuses ovogonies, souvent en division, et quelques petits ovocytes primaires, dont le noyau est en prophase de méiose. Les gonies et les ovocytes sont groupés par faisceaux disposés radialement et séparés entre eux par de minces couches de tissu conjonctif (fig. 13).

L'aspect bosselé de certaines gonades, est dû à la présence d'un plus grand nombre d'ovocytes primaires en voie de croissance. Cette description concerne aussi bien les gonades des Tortues autopsiées en début de traitement que celles des témoins sacrifiés en même temps que les animaux traités.

Action des œstrogènes

Les gonades ont réagi d'une façon identique aux divers œstrogènes (benzogynestryl et œstradiol-retard) et au stilbœstrol utilisés au cours des traitements successifs.

Action sur les testicules

Dans tous les cas il s'est produit une féminisation de la gonade mâle. Suivant la durée du traitement, suivant la dose d'hormone utilisée, et le stade de la différenciation des testicules au moment de l'intervention, divers degrés d'intersexualité ont pu être enregistrés. Les transformations observées par rapport aux testicules témoins, peuvent être ramenées à quatre types.

Premier type. — Les gonades de forme losangique allongée, mais de volume réduit, montrent une inhibition de la médulla, qui présente des cordons peu nombreux, pauvres en cellules germinales ; le tissu conjonctif intercordonnaire est abondant et compact. Un cortex important, contenant des cellules germinales quiescentes, noyées au sein des éléments somatiques, disposées en deux ou trois assises, s'est développé à la surface de la gonade, amorçant parfois un mouvement d'invagination en direction de la médulla. Ces invaginations en forme d'entonnoir, qui tendent parfois à rejoindre les cordons médullaires déjà formés, traduisent une reprise des poussées cordonnaires du cortex, équivalant sans doute à une reprise de la poussée cordonnaire testiculaire primaire. Ces gona-

des, dont le cortex persistant était encore important au moment de l'intervention, appartiennent à des mâles très jeunes, dont le traitement, à des doses très faibles (2 milligrammes) n'a pas été prolongé au-delà de 2 mois 1/2 (fig. 14).

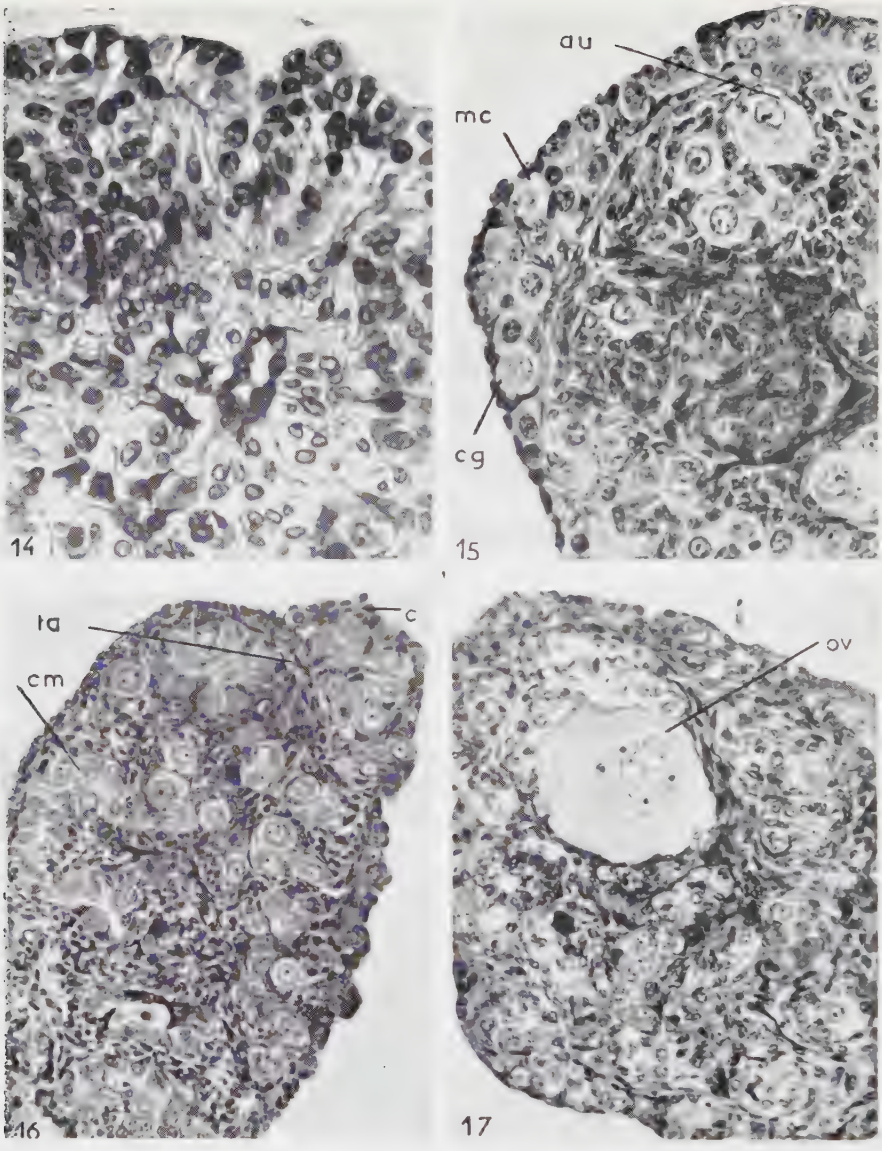
2e *type.* — Les gonades fusiformes, allongées présentent une médulla fortement inhibée ; souvent la structure cordonnaire testiculaire typique n'est maintenue que dans sa partie périphérique. La région centrale a subi une désorganisation complète ; très souvent on n'y distingue plus aucun cordon ; il ne reste qu'un tissu conjonctif abondant, entourant des lacunes plus ou moins importantes. D'autre part, les cellules germinales, qui subsistent au niveau des cordons périphériques, montrent une forte tendance à l'auxocytose.

On assiste également à un développement de massifs corticaux à la surface de ces testicules ; ils sont généralement localisés sur la partie ventrale du testicule, c'est-à-dire à l'opposé du hile. Parfois, le cortex est très étendu, enveloppant ainsi presque toute la partie médullaire ; il est formé de plusieurs assises cellulaires superposées, renfermant de nombreuses cellules germinales, dont certaines montrent un début d'auxocytose. Les fréquentes divisions observées au niveau de ces cellules prouvent que le cortex est en plein développement (fig. 15). Aux extrémités antérieures et postérieures de la gonade, les massifs corticaux sont particulièrement importants. La séparation entre médulla et cortex est nettement marquée par une mince tunique albuginée.

Ces manifestations d'intersexualité s'observent chez des individus, dont les canaux de Müller sont encore intacts ou présentent seulement un début de régression et ayant reçu 2,5 à 3 mg. de substance active au cours d'un traitement peu prolongé (3 à 4 mois).

3e *type.* — Les testicules ont subi une inversion complète chez des Tortues jeunes (possédant encore deux canaux de Müller intacts) soumises à un traitement à doses faibles, étendu sur une période de 8 mois. Les gonades, en forme de fuseau, sont nettement plus longues que celles des témoins ; elles recouvrent 1/3 de longueur du rein correspondant (fig. 52).

Leur médulla ne présente plus que des vestiges réduits de l'organisation cordonnaire primaire malgré la persistance de gonocytes typiques. Ces derniers sont disséminés dans un tissu conjonctif abondant et dense, présentant souvent des petites lacunes. Au-delà d'une albuginée laminaire marquant nettement la limite entre le cortex et la médulla, s'est développé un cortex ovarien typique (fig. 16). Il renferme de nombreuses cellules germinales, dont les unes se divisent activement, et les autres ont déjà amorcé une auxocytose. Le noyau de ces dernières se trouve en prophase de méiose ; il s'agit là d'ovocytes primaires, dont quelques-uns ont tendance à dégénérer. L'extrémité antérieure de cette gonade ne se distingue plus guère d'une jeune gonade femelle. Parfois on peut y observer un ou deux ovocytes de grande taille, dont le cytoplasme renferme déjà des petits grains de vitellus ; le noyau très volumineux présente



Divers degrés de féminisation observés au niveau des gonades mâles traitées aux œstrogènes.

Fig. 14. - 1er type : invagination corticale en direction de la médulla : Gr. : × 520.

Fig. 15. — 2e type : plage corticale en voie de développement : cellules germinales *(cg)* en division ; tendance à l'auxocytose parmi les gonocytes médullaires; *au* : auxocytes ; *mc* : massif cortical ; Gr. : × 480.

Fig. 16. — 3e type : gonade mâle inversée ; *c* : cortex ; *cm* : cordon médullaire ; *ta* : tunique albuginée ; Gr. : × 320.

Fig. 17. — 4e type : ovocyte *(ov)* se développant au sein d'un massif médullaire typique ; Gr. : × 400.

plusieurs nucléoles et les chromosomes caractéristiques du stade diplotène de la prophase méiotique. Il s'agit donc là d'un ovocyte ayant subi une maturation précoce puisqu'aucun ovaire témoin ne possède des ovocytes ayant amorcé la vitellogénèse.

4e type. — Les gonades ont les dimensions et l'aspect morphologique de testicules témoins, appartenant à des animaux dont les canaux de Müller sont régressés. Elles ne présentent plus de résidus corticaux ; une ébauche de tunique albuginée entoure l'ensemble du testicule. Les cordons médullaires sont souvent réduits, et font place à un tissu conjonctif abondant. Parfois, la médulla possède encore des cordons sexuels bien formés, entre lesquels apparaissent cependant des lacunes. Au sein même de cette médulla plus ou moins modifiée, on peut observer quelques gros ovocytes noyés dans du tissu conjonctif, ou même faisant partie de cordons médullaires (fig. 17).

Ce dernier type de gonade intersexuée se rencontre chez des mâles plus âgés, autopsiés après 6 à 8 mois de traitement, après avoir reçu 3 à 5 milligrammes de substances hormonales.

Il semble que les œstrogènes agissent d'abord sur les testicules en ralentissant le développement médullaire et en provoquant le maintien d'un cortex embryonnaire fertile. Ensuite ils exercent une action féminisante sur les deux constituants de la gonade, médulla et cortex, en provoquant une désorganisation et une lacunisation du massif médullaire, une stimulation du développement cortical et l'induction d'une forte poussée d'auxocytose des gonocytes, accompagnée d'une maturation précoce des ovocytes. Lorsque l'évolution testiculaire est déjà très avancée (4e type), cette dernière action seule se manifeste au sein du testicule faiblement inhibé, soulignant l'indifférence primitive des gonocytes maintenue même dans une gonade déjà différenciée.

Trois degrés d'intersexualité se manifestent donc au niveau de la jeune gonade mâle, à la suite d'un traitement aux œstrogènes :

1) une stimulation corticale, qui reste pourtant du type mâle, se traduisant par une invagination tubulaire en poussée profonde vers la médulla avec entraînement des gonocytes : ceci est à rapprocher des observations faites par Wolff et Hampe chez l'embryon de Poulet ;

2) une inhibition de la médulla avec une stimulation du cortex ;

3) une inhibition et une désorganisation de la médulla, avec une forte stimulation et une prolifération du cortex, auxquelles s'ajoute une auxocytose des gonocytes aussi bien dans le cortex que dans la médulla.

Certaines de ces manifestations d'intersexualité sont comparables à celles qui ont été signalées par Burns chez un Mammifère primitif, l'Opossum ; or la Tortue appartient au groupe le plus primitif des Reptiles celui des Chéloniens.

Action sur les ovaires

Les gonades des jeunes Tortues femelles traitées en même temps que les Tortues mâles ont subi un accroissement de volume considérable : elles se sont à la fois épaissies et allongées. Leur surface est entièrement bosselée ; elles présentent un aspect comparable à une grappe de raisin (fig. 43).

La partie médullaire de ces gonades est fortement réduite. Elle n'est plus représentée que par quelques lacunes entourées d'un peu de tissu conjonctif. Le cortex constitue la partie essentielle de la gonade ; il s'est considérablement épaissi par suite du grossissement d'un grand nombre d'ovocytes (fig. 18).

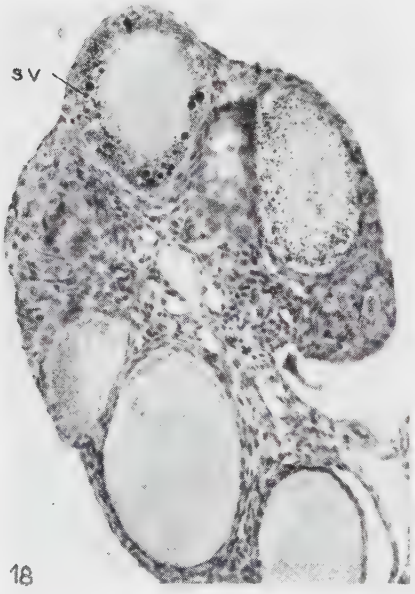


Fig. 18. — Coupe transversale d'un ovaire appartenant à une femelle traitée aux œstrogènes ; apparition de vitellus dans le cytoplasme des ovocytes ; *sv* : sphère vitelline ; Gr. : × 208.

D'importantes transformations se sont opérées au sein du cytoplasme de ces ovocytes ; celui-ci a perdu son homogénéité et s'est chargé de substances de réserve. Ainsi l'on peut observer divers stades de la vitellogénèse au niveau des ovocytes d'une même gonade. Le cytoplasme commence par devenir granuleux, tout en demeurant encore assez clair. Puis apparaissent de fines granulations fortement colorées en noir par l'hématoxyline, accompagnées de petites vacuoles ; les granulations sont particulièrement abondantes à la périphérie du cytoplasme ; elles correspondent aux premières sphérules vitellines. Celles-ci grossissent et se transforment peu à peu en sphères vitellines, qui finissent par envahir tout le cytoplasme, excepté une zone entourant le noyau, qui demeure claire et vacuolisée. Les vacuoles plus ou moins grandes que l'on observe un peu partout dans le cytoplasme sont dues à des gouttelettes huileuses, dissoutes lors de la fixation. Le noyau, tout en grossissant, a atteint la fin du stade diplotène, son matériel chromatique s'est contracté, le suc nucléaire étant abondant, on y observe les chromosomes plumeux caractéristiques de ce stade, ainsi que plusieurs nucléoles. Un tel ovocyte est entouré d'une assise folliculaire, formée de cellules épithéliales aplaties. Parfois celle-ci s'enveloppe de quelques assises de tissu conjonctif, constituant la première ébauche de la thèque.

Entre les follicules des groupes de gonocytes se multiplient activement avant d'amorcer la maturation qui les conduira au stade ovocytaire.

En provoquant une réduction précipitée de la médulla et un accroissement accéléré des ovocytes, tout en déclenchant leur vitellogénèse, les hormones femelles ont induit une maturation précoce des ovaires.

Chez le mâle, comme chez la femelle, l'action des œstrogènes sur la gonade se traduit par une inhibition de la médulla, un développement du cortex et une importante auxocytose des gonocytes.

Action des androgènes

A. *Action de la Testostérone.*

1) *Sur les testicules.*

Sous l'influence du traitement, les testicules se sont raccourcis d'une part, mais fortement épaissis d'autre part, ils prennent ainsi une forme ovale, globuleuse. Ceci correspond en fait à l'involution des parties craniales et caudales de l'ébauche gonadique primitive dont la partie médiane subsistante croît en épaisseur principalement.

La médulla montre un développement important, le nombre de cordons a augmenté ; une lumière plus ou moins importante s'est déjà creusée au centre de plusieurs cordons. On assiste ainsi à la formation des tubes séminifères (fig. 19). Dans certains tubules on peut observer les premières

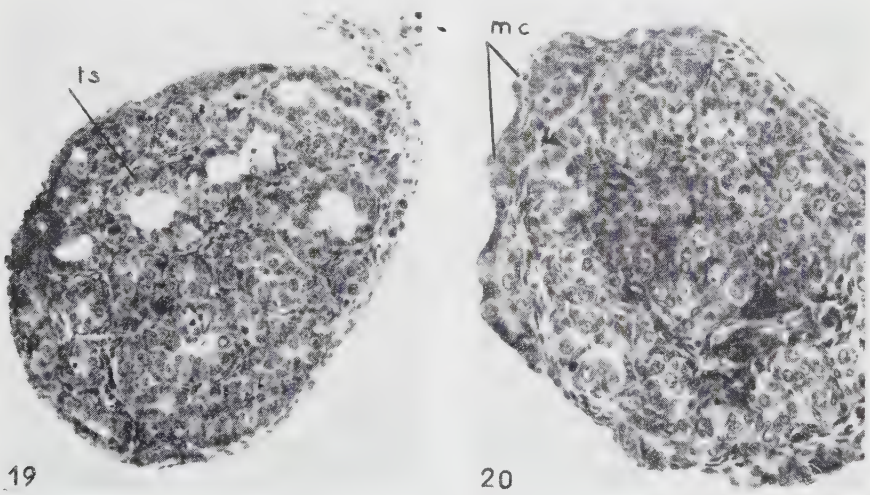


Fig. 19. — Testicule d'un mâle traité à la testostérone : formation des tubes séminifères *(ts)* ; Gr. : × 208.

Fig. 20. — Testicule d'un très jeune mâle traité à la testostérone : formation de cordons surnuméraires à partir de massifs corticaux *(mc)* ; Gr. : × 320.

divisions de maturation des gonocytes aboutissant à la formation de spermatocytes. De temps en temps on aperçoit quelques cellules interstitielles s'individualisant entre les tubes.

Les résidus corticaux persistant à la surface des gonades peu différenciées se sont développés ; les divisions y sont fréquentes. Mais les cellules ne se disposent pas en couches continues ; elles se groupent et s'organisent en cordons ; parfois on observe des invaginations de l'épithélium cortical en direction de la médulla. Les cordons qui prennent ainsi naissance à partir des résidus corticaux renferment toujours au moins une cellule germinale. On assiste certainement là à une reprise de la poussée cordonnaire du cortex (fig. 20).

La testostérone exerce une action nettement androgène sur le testicule. Elle stimule le développement médullaire, en induisant d'une part la formation de cordons surnuméraires, d'autre part la différenciation des tubes séminifères où s'observent parfois les premières divisions de la spermatogénèse. Elle éveille également dans certains cas, de nouvelles poussées corticales de type cordonnaire mâle.

2) *Sur l'ovaire.*

Les ovaires traités à la testostérone ont subi les mêmes transformations morphologiques que ceux qui ont été traités aux œstrogènes, leur volume a augmenté et leur surface est bosselée (fig. 54).

Sur les coupes histologiques de ces gonades on observe un grand nombre de très gros ovocytes, dont le noyau se trouve en prophase de méiose et présente une membrane crénelée ainsi que les chromosomes plumeux caractéristiques de la fin du stade diplotène. En dehors d'une augmentation de volume considérable, le cytoplasme n'a pas subi de transformations notables ; les granulations vitellines n'y ont pas encore fait leur apparition. Dans le cortex existent encore de nombreuses gonies montrant souvent des figures de division.

La médulla, par contre, est fortement réduite. Des lames de tissu conjonctif entourent quelques lacunes plus ou moins importantes selon les cas.

L'absence de formations vitellines dans le cytoplasme constitue la seule différence que ces ovaires présentent avec ceux des jeunes Tortues traitées aux œstrogènes. On peut donc parler d'une stimulation discrète des ovaires par la testostérone.

B. ***Action du Sténandiol.***

1) *Sur le testicule.*

Les gonades ont conservé la forme losangique d'un jeune testicule témoin, tout en s'allongeant légèrement ; elles s'étendent sur un tiers de la longueur du rein correspondant, alors que les testicules témoins n'en recouvrent que le quart (fig. 58).

La médulla est bien développée et constitue la partie la plus importante du testicule. Bien que les cordons soient nombreux et présentent la structure typique observée chez un testicule infantile de Tortue, une lacunisation importante se manifeste souvent au niveau de la médulla ; c'est entre les cordons qu'apparaissent les lacunes. D'autre part beaucoup de cellules germinales disséminées dans les cordons médullaires montrent une tendance à l'auxocytose. Parfois, ce sont de vrais ovocytes, de très grande taille, qui se développent au milieu du massif médullaire. Les ovocytes n'ont pas seulement subi une forte poussée d'auxocytose, mais présentent en plus une maturation du noyau et du cytoplasme. Les vacuoles et les grains de vitellus, observés dans le cytoplasme, sont les

Fig. 21 et 22. — Testicules appartenant à des Tortues mâles traitées au « Sténandiol » : massif cortical *(rc)* à la surface ventrale du testicule ; gros ovocytes *(ov)* se développant au milieu d'une médulla, non inhibée : leur noyau *(n)* est en prophase de méiose, leur cytoplasme a déjà commencé sa vitellogénèse ; *v* : vitellus ; *va* : vacuole.

manifestations d'une vitellogénèse nettement amorcée. Le noyau se trouve en prophase de méiose, au stade diplotène (fig. 21 et 22).

D'importants massifs corticaux se sont développés à la surface ventrale de ces testicules. Ils comportent généralement plusieurs assises cellulaires superposées, renfermant de nombreuses cellules germinales. Ce cortex est en voie de développement, car on y trouve des figures de divisions. Il est nettement séparé de la médulla par une mince tunique albuginée.

Le « sténandiol » exerce une action féminisante très nette sur les gonocytes et les résidus corticaux des testicules appartenant à de très jeunes Tortues. D'autre part, il provoque une lacunisation de la médulla, bien que maintenant sa structure cordonnaire typique. Il s'agit donc d'une

hormone à action ambivalente, qui, tout comme les œstrogènes, met en évidence l'indifférence primitive des cellules germinales, bien qu'elles se trouvent placées dans des formations spécifiquement mâles.

2) *Sur les ovaires.*

A la suite d'un traitement au propionate d'androstènediol les gonades femelles présentent le même aspect en grappe de raisin que les ovaires traités aux œstrogènes.

Du point de vue histologique, les résultats enregistrés sont également analogues. Il s'est produit une réduction du massif médullaire et un accroissement considérable de la taille des ovocytes. Le cytoplasme de ces derniers présente des grains de vitellus et des vacuoles ; le noyau se trouve en prophase de méiose. Une assise folliculaire entoure chaque ovocyte. Mais, par ailleurs, le cortex ne renferme que très peu de cellules germinales ; les divisions y sont rares.

En induisant une maturation précoce des ovocytes, le « Sténandiol » agit sur l'ovaire comme une hormone femelle.

Dans les conditions de mes expériences, aucune hormone mâle n'a pu induire des manifestations d'intersexualité au niveau de la jeune gonade femelle, alors que tous les œstrogènes utilisés réussissent même à inverser complètement des testicules appartenant à de très jeunes Tortues.

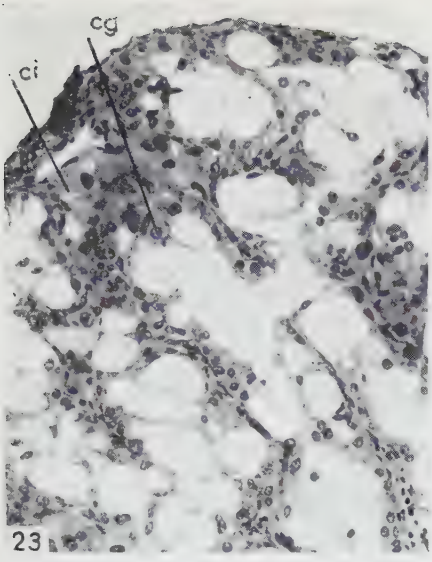
Le fait sera discuté à la lumière des résultats enregistrés par d'autres auteurs, d'une part chez les Reptiles, d'autre part, chez les Oiseaux et les Mammifères.

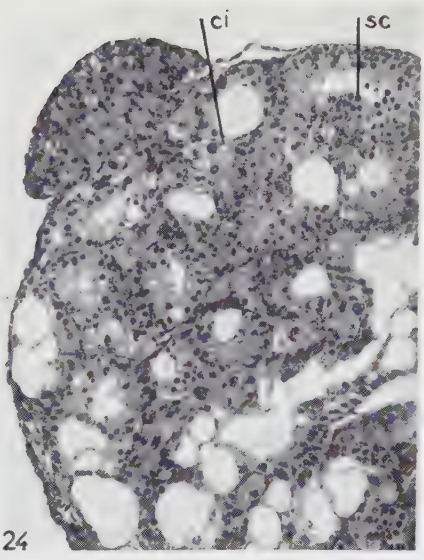
Action des hormones gonadotropes pures ou combinées a des hormones sexuelles

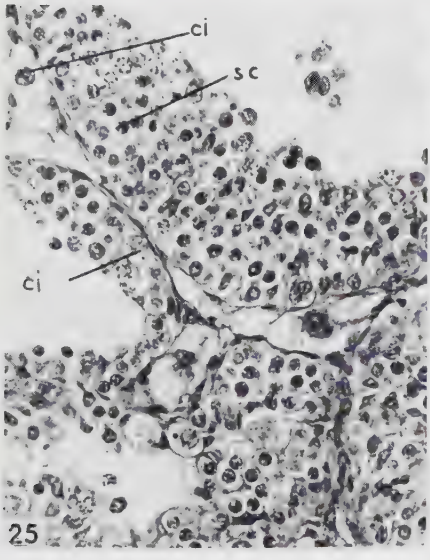
Sur les testicules.

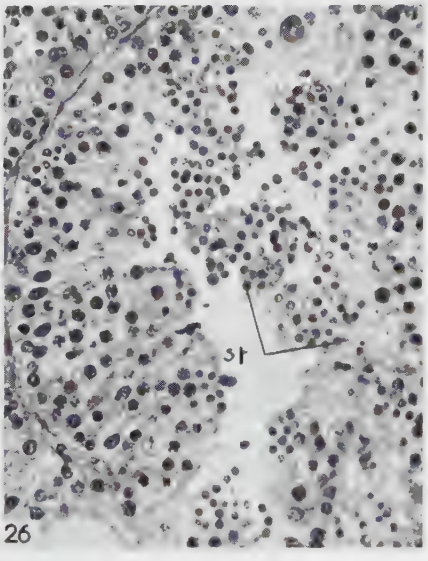
a) Les gonades mâles des jeunes Tortues soumises à un traitement à la *gonadotrophine sérique* ont subi une hypertrophie considérable. Leur volume est de 5 à 6 fois supérieur à celui d'un testicule témoin. La surface de ces gonades présente parfois de petites excroissances, dues à un développement massif des tissus du stroma médullaire, qui forcent l'albuginée et poussent ainsi vers l'extérieur (fig. 24).

Le testicule des animaux autopsiés un à deux mois après la première injection, est entièrement vacuolisé. Les cordons médullaires ayant subi une importante dilatation, se sont étirés dans tous les sens ; leurs limites deviennent difficiles à reconnaître. Des cellules germinales isolées semblent disséminées un peu partout dans le tissu médullaire, où l'on observe









Testicules de Tortues immatures traitées à la gonadotrophine sérique.

Fig. 23. — Après 1 mois 1/2 de traitement : testicule entièrement vacuolisé ; *ci* : cellule interstitielle ; *cg* : cellule germinale ; Gr. : × 320.

Fig. 24. — Après 3 mois de traitement ; formation de spermatocytes *(sc)* et de plages de cellules interstitielles *(ci)* ; poussée médullaire formant une excroissance à la surface de la gonade ; Gr. : × 208.

Fig. 25. — Après 4 mois de traitement ; nombreuses divisions au niveau des spermatogonies *(sg)* et des spermatocytes *(sc)* ; plages de cellules interstitielles *(ci)* fortement hypertrophiées ; Gr. : × 320.

Fig. 26. — Après 5 mois de traitement : tube séminifère présentant de la périphérie vers le centre : spermatogonies, spermatocytes, spermatides *(st)* ; Gr. : × 260.

aussi quelques cellules hypertrophiées appartenant au matériel interstitiel (fig. 23).

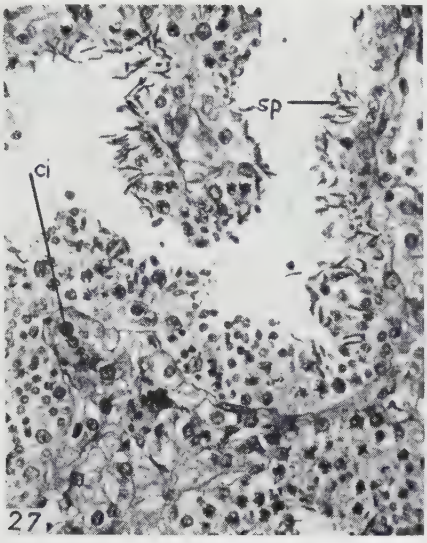
Entre le 2e et le 4e mois de traitement, la gonade perd peu à peu son aspect lacuneux. Les cellules se multiplient activement et comblent en partie les espaces vides. De nombreuses divisions spermatogoniales s'observent au niveau des tubes, entre lesquels apparaissent des plages de cellules interstitielles fortement hypertrophiées. Après 4 mois de traitement, le testicule présente des tubes séminifères dans la paroi desquels se font les premières divisions de maturation de la spermatogénèse, donnant naissance aux spermatocytes (fig. 25). Cinq mois après le début des expériences les gonades se trouvent en pleine spermatogénèse, dont les divers stades sont représentés dans un même tube séminifère : à la périphérie les spermatogonies forment de grandes cellules à gros noyau sphérique ; puis suivent les spermatocytes, dont le noyau présente les figures de divisions méiotiques ; au centre les spermatides apparaissent sous la forme de petites cellules arrondies (fig. 26). Celles-ci s'allongent pour donner naissance aux spermatozoïdes ; la spermiogénèse s'observe chez des animaux soumis à un traitement d'une durée de 6 mois au moins. Les cellules interstitielles, fortement hypertrophiées au début de la spermatogénèse, paraissent subir une réduction de taille au moment où s'amorce la spermiogénèse (fig. 27).

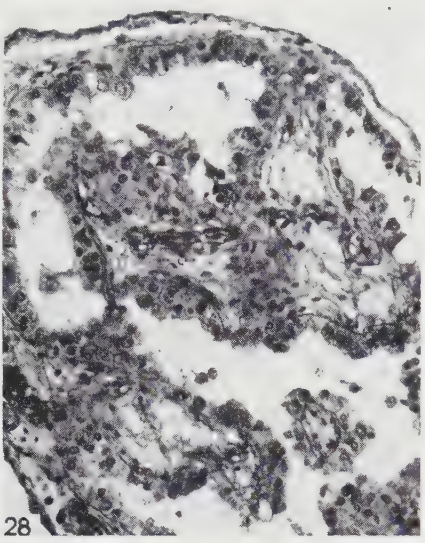
Les testicules des Tortues autopsiées 8 mois après la première injection, paraissent avoir subi une sorte de destruction. Les tubes séminifères dilatés sont pratiquement vides, ils ne renferment plus que des débris cellulaires ; leur paroi a un aspect déchiqueté. On n'observe plus aucune division, la lignée germinale semble épuisée (fig. 28).

Si l'on injecte à la fois de la *gonadotrophine sérique* et de la *testostérone* les résultats sont identiques, mais les phénomènes sont accélérés. La spermatogénèse débute après trois mois de traitement, et à quatre mois la spermiogénèse est déjà avancée. L'hypertrophie du tissu interstitiel est aussi importante que dans le cas précédent ; le parallélisme entre le développement germinal et interstitiel est maintenu.

Il n'en est pas de même pour les mâles traités aux *œstrogènes* et à la *gonadotrophine sérique*. Les testicules présentent les mêmes figures de spermatogénèse, mais le tissu interstitiel est peu développé ; les cellules sont petites et peu nombreuses. D'autre part sous l'action des hormones femelles, les cellules germinales subsistant au niveau de quelques résidus corticaux se transforment en ovocytes. Dans ce cas, on se trouve alors en présence d'une gonade intersexuée, ayant subi en même temps une maturation de la médulla et du cortex, c'est-à-dire des constituants mâles et femelles de la gonade.

b) Les résultats enregistrés à la suite d'un traitement à la *gonadotrophine chorionique* diffèrent totalement des précédents. L'hypertrophie des testicules est moins poussée ; leur volume n'a augmenté que du simple au double. La lacunisation qui se manifeste, n'a rien de commun avec les phénomènes de vacuolisation observés au sein même des cordons





Testicules de Tortues immatures traitées à la gonadotrophine sérique.

Fig. 27. — Après 6 mois de traitement : formation de spermatozoïdes *(sp)* ; cellules interstitielles nombreuses, mais de taille réduite ; Gr. : × 320.

Fig. 28. — Après 8 mois de traitement ; Gr. : × 260.

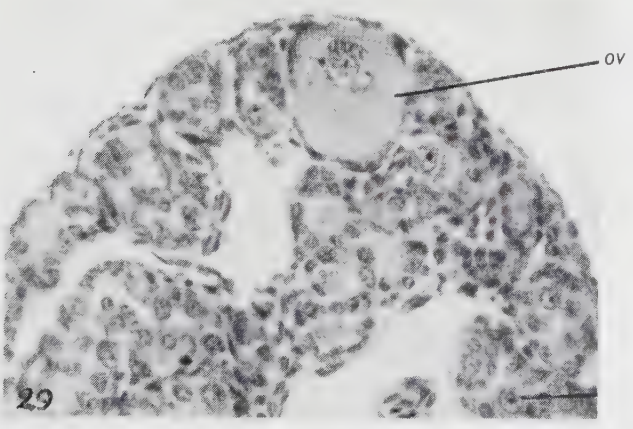


Fig. 29. — Auxocytose, lacunisation médullaire et spermatogenèse abortive, observées au niveau d'un testicule à la suite d'un traitement à la gonadotrophine chorionique ; *ov* : ovocyte ; Gr. : × 320.

dilatés après quelques injections de gonadotrophine sérique ; ici les cordons médullaires conservent leur aspect et leur taille initiale, c'est entre les tubes qu'apparaissent les lacunes. Trois à quatre mois après la première injection, plusieurs cellules germinales, appartenant au massif médullaire, montrent une tendance à l'auxocytose, en même temps qu'apparaissent des divisions spermatogoniales au niveau de certains cordons. Au cours d'un traitement prolongé, les auxocytes grossissent de plus en plus et finissent par former de véritables ovocytes au bout de six mois. Dans les cordons voisins, dont le diamètre n'a guère augmenté, et qui demeurent compacts, se trouvent représentés les divers stades d'une spermatogénèse, sans doute abortive, mais allant parfois jusqu'à la formation des spermatozoïdes ; ovocytes et spermatozoïdes se trouvent ainsi côte à côte dans une même gonade (fig. 29).

En provoquant une lacunisation de la médulla, accompagnée d'une auxocytose des cellules germinales, la gonadotrophine chorionique induit une sorte de féminisation de la gonade alors que la gonadotrophine sérique provoque une maturation précoce des testicules se manifestant à la fois au niveau du tissu interstitiel et la lignée germinale.

Ces résultats diffèrent nettement de ceux enregistrés chez les Mammifères, où il semble bien établi d'une part que l'hormone gonadotrope sérique, extraite du sérum de jument gravide, à facteur FSH prédominant agisse sur la lignée germinale, d'autre part que l'hormone gonadotrope chorionique extraite de l'urine de femme enceinte, à facteur LH prédominant ait une action prépondérante sur le tissu interstitiel. Nos observations se rapprochent plutôt de celles faites par Burgos et Pisano sur la glande primordiale du Crapaud, *Bufo arenarum*. Ces auteurs, après avoir administré des gonadotrophines purifiées, extraites d'hypophyses de Porc, à de jeunes Crapauds, un mois après la métamorphose, observent d'importants changements au niveau de la gonade ; en injectant FSH ils obtiennent la masculinisation de 100 0/0 des animaux alors qu'avec LH 100 0/0 des animaux sont féminisés.

Sur les ovaires.

A l'inverse de ce qui s'est produit chez les individus mâles, les jeunes gonades femelles ont réagi exactement de la même façon aux hormones gonadotropes sérique et chorionique. Elles ont subi un accroissement de taille considérable ; leur surface est entièrement bosselée par les nombreux ovocytes qui donnent à la gonade la forme d'une grappe de raisin très allongée.

La médulla est fortement inhibée, elle se trouve réduite à un réseau de tissu conjonctif entourant quelques lacunes. Le cortex constitue la partie essentielle de la gonade ; il renferme un très grand nombre de gros ovocytes entre lesquels se trouvent d'importants massifs de cellules germinales en

division. Chaque ovocyte est entouré d'une assise folliculaire bien différenciée qui s'enveloppe à son tour de plusieurs assises de tissu conjonctif. Le cytoplasme des ovocytes commence à perdre son homogénéité ; il présente les premières phases de la vitellogénèse : vacuolisation et apparition de zones plus sombres, dues à la concentration de fines granulations. Le matériel chromatique du noyau s'est fortement contracté ; on y distingue plusieurs nucléoles et les chromosomes plumeux du stade diplotène ; la membrane nucléaire est nettement crénelée.

Les mêmes observations ont été faites au niveau des ovaires des jeunes femelles traitées à la fois aux hormones gonadotropes et sexuelles. La seule différence à signaler est, qu'à la suite d'un traitement gonadotrophine sérique-œstrogène, le cytoplasme des ovocytes présente déjà des grains de vitellus.

Les hormones gonadotropes induisent une maturation précoce des jeunes gonades femelles. Tout en inhibant la médulla, elles provoquent une forte stimulation du cortex, se manifestant par le développement des ovocytes d'une part, et la division active des cellules germinales d'autre part. Les phénomènes de maturation des ovocytes sont accélérés si l'on ajoute des œstrogènes aux hormones gonadotropes.

3. — Le tractus génital.

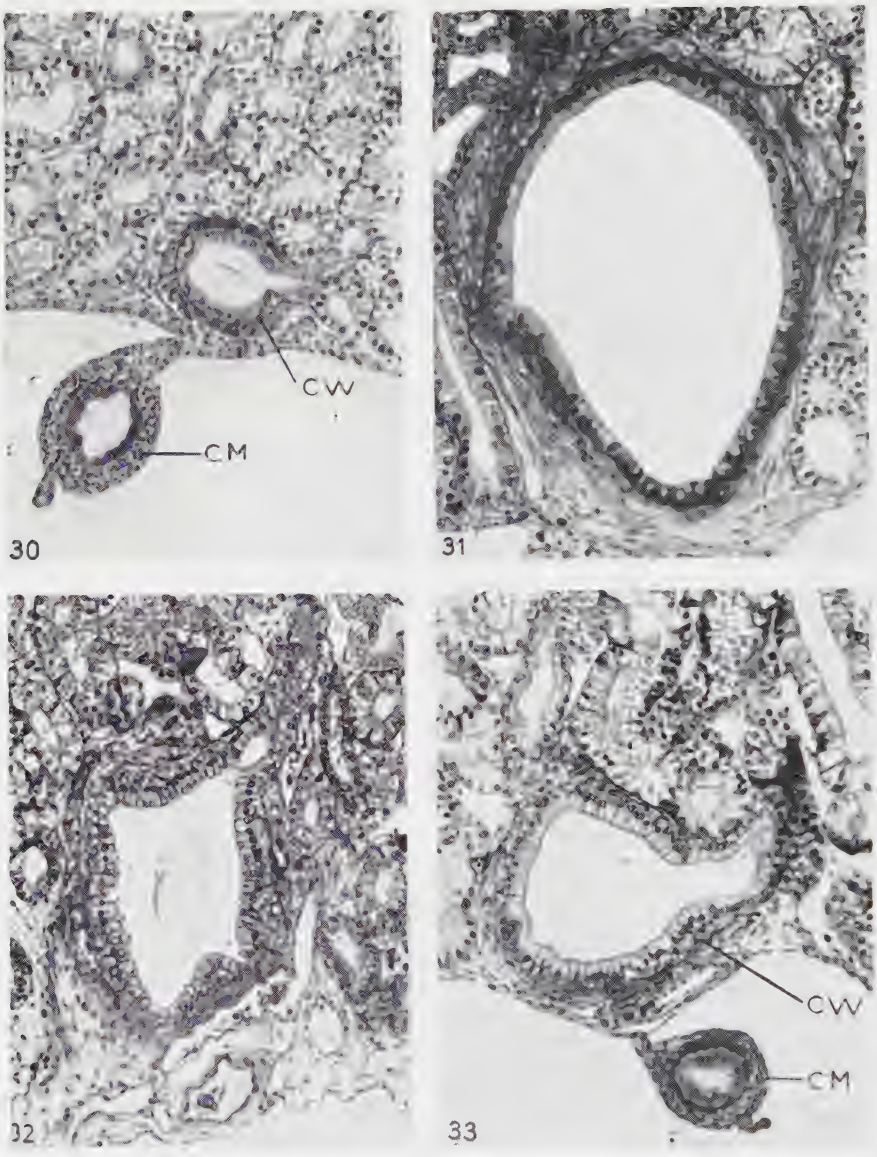
A. *Le canal de Wolff.*

Témoins

Parmi les jeunes Tortues, mises en expérience, tous les individus mâles et femelles possèdent des canaux de Wolff ; leur structure est identique dans les deux sexes.

Ils sont pairs et cheminent, parallèlement au canal de Müller, parmi les canicules du mésonéphros, qui subsiste sous la forme d'un épais bourrelet fusiforme à la surface ventrale postérieure des reins. Dans le cordon urogénital le canal de Wolff est dorsal par rapport au canal de Müller avec lequel il présente une gaine conjonctive, commune ; son extrémité caudale débouche dans l'urodéum. Le diamètre du canal de Wolff diminue progressivement de sa partie caudale jusqu'à son extrémité craniale, qui ne se distingue plus guère des canalicules mésonéphrotiques qui l'entourent. Les nombreuses petites ramifications, que l'on observe sur toute la longueur du canal de Wolff correspondent aux canalicules bourgeonnés par l'uretère primaire, établissant la communication avec le mésonéphros.

La section du canal de Wolff est plus ou moins circulaire ; sa lumière, à contours réguliers, est tapissée d'un épithélium cylindrique peu élevé,



Coupes transversales du canal de Wolff (CW).

Fig. 30. — Chez une Tortue témoin ;
ventralement une section du canal de Müller (CM).

Fig. 31. — Chez un mâle traité aux androgènes.

Fig. 32. — Chez une femelle traitée aux œstrogènes.

Fig. 33. — Chez un mâle traité à la gonadotrophine sérique ;
ventralement une section de canal de Müller. Gr. : × 192.

entouré d'une mince paroi conjonctive, formée de trois à quatre assises cellulaires concentriques. Cette paroi s'amincit et disparaît complètement au niveau de la partie craniale du canal de Wolff (fig. 30).

Action des œstrogènes

Chez le mâle, tout comme chez la femelle, le canal de Wolff a subi un développement considérable sous l'action des œstrogènes. Son épithélium, nettement plus élevé que celui du canal témoin, comporte deux assises de cellules : une assise basale, formée de cellules cubiques à noyau central, surmontée d'une assise de cellules cylindriques à noyau basal et pôle muqueux ; cette dernière tapisse une lumière dilatée. Une paroi conjonctive, richement vascularisée, assez épaisse, présentant au moins une douzaine d'assises cellulaires, s'est différenciée autour de la partie caudale du canal de Wolff (fig. 32).

Action des androgènes

Une stimulation analogue du canal de Wolff a pu être observée à la suite d'un traitement aux androgènes (propionate de testostérone et dipropionate d'androstènediol). Suivant l'importance de la dilatation, l'épithélium qui tapisse la lumière du canal peut être plus ou moins élevé ; il est formé de deux assises de cellules, dont la plus centrale présente des pôles muqueux, si le canal n'est que moyennement dilaté ; si la dilatation est très forte, l'épithélium, plus bas est unicellulaire. L'action du « Sténandiol » sur le canal de Wolff se traduit avant tout par une très forte dilatation de ce dernier. Son épithélium légèrement plissé, formé d'une seule assise de cellules cylindriques, peu élevées, à noyau basal et pôles légèrement muqueux, donne à la lumière un contour irrégulier. Sept à huit assises de fibres musculaires circulaires, entourées d'une gaine conjonctive vascularisée, se sont développées autour de cet épithélium (fig. 31).

Action des hormones gonadotropes

A la suite d'un traitement aux hormones gonadotropes, le canal de Wolff est beaucoup plus dilaté chez le mâle que chez la femelle, mais sa structure est identique dans les deux sexes. L'épithélium est généralement formé de deux assises de cellules dans la partie caudale du canal de Wolff, et d'une seule assise au niveau de son extrémité craniale. Les cellules épithéliales qui tapissent la lumière présentent souvent des pôles muqueux. Une gaine conjonctive, relativement peu épaisse (3 à 4 assises cellulaires) entoure le segment caudal du canal de Wolff (fig. 33).

Dans l'ensemble le canal de Wolff a réagi à l'action des diverses hormones utilisées, par une dilatation, accompagnée de la différenciation d'un épithélium plus élevé et d'une paroi conjonctive ; cette dernière renferme des fibres musculaires lisses chez les animaux traités aux androgènes.

B. *Le canal de Müller.*

Le développement de l'oviducte de la femelle d'*Emys leprosa* a été étudié par Combescot (1954, 1955). Chez la Tortue impubère, il distingue deux stades : au premier stade, où les Tortues atteignent 8 centimètres de longueur, l'oviducte est de faible dimension, sa lumière présentant une section transversale aux contours réguliers, est tapissée d'un épithélium simple, non différencié ; au deuxième stade, chez les Tortues de 13 centimètres, cet oviducte augmente de taille, sa lumière est tapissée d'un épithélium festonné, formé de cellules ciliées et présentant les premières différenciations épithélio-glandulaires.

Chez la Tortue mature, l'oviducte est un long et volumineux conduit où Combescot distingue dans le sens cranio-caudal quatre segments successifs :

— une portion « supérieure » très courte, dépourvue de glandes ;
— un 2e segment, représentant les 2/3 de la longueur glandulaire et dont l'épithélium de revêtement est considérablement épaissi ;
— un 3e très court dépourvu de glandes, mais à ciliation accentuée ;
— enfin la partie constituant le tiers inférieur de l'oviducte et qui se jette dans le cloaque, présente des acini à sécrétions denses, qui édifient la coquille de l'œuf.

Témoins femelles

Les canaux de Müller forment deux conduits rectilignes qui s'amincissent légèrement dans leur partie craniale ; ils cheminent de part et d'autre des gonades, à la surface latéro-ventrale des reins ; ils s'étendent loin en avant de part et d'autre des poumons, où ils s'ouvrent dans la cavité abdominale par un petit ostium (fig. 11). Leur partie distale pénètre latéralement dans la paroi urodéale ; au stade de différenciation auquel se trouve l'appareil génital des jeunes tortues femelles, mises en expériences, l'extrémité caudale des canaux de Müller est aveugle ; elle ne s'ouvre pas encore dans l'urodéum.

A première vue, la structure histologique de ce canal de Müller semble uniforme sur toute la longueur. Une description détaillée des diverses parties du canal, permet d'observer cependant quelques variations de détail.

La région ostiale présente une lumière, peu importante, tapissée d'un épithélium faiblement plissé, formé de petites cellules cylindriques, serrées

les unes contre les autres ; la paroi conjonctive comporte quatre à cinq assises de cellules (fig. 35).

La partie moyenne du canal de Müller est légèrement aplatie dorso-ventralement. Son épithélium faiblement plissé par endroits est bas ; il est constitué d'une assise de petites cellules cylindriques, peu élevées, possédant un grand noyau ovale. Une zone cytoplasmique très éosinophile délimite nettement l'épithélium à sa base. La paroi conjonctive est peu épaisse ; elle présente 7 à 8 assises de cellules (fig. 37).

Au niveau de la gonade, l'épithélium du canal de Müller est un peu plus élevé que dans les autres segments. Les cellules de forme cylindrique, sont nombreuses et étroitement serrées les unes contre les autres ; leur noyau, de grande taille, présente une forme allongée ; il occupe la presque totalité de la cellule. Parfois on observe quelques cellules ciliées ; le chorion, légèrement plus épais que dans la partie moyenne, est formé d'un tissu conjonctif très dense (fig. 40).

La partie caudale du canal de Müller présente à nouveau un épithélium bas, formé de cellules cubiques ou cylindriques peu élevées. Le chorion qui l'entoure comporte au moins douze assises de cellules conjonctives (fig. 42).

Cette description concerne les canaux de Müller des jeunes Tortues femelles, mesurant de 2,5 à 3,5 cm. au niveau du diamètre antéro-postérieur de la carapace.

Chez les Tortues femelles matures, dont la carapace atteint une longueur de 13 à 15 cm., les canaux de Müller forment deux énormes oviductes très épais et fortement contournés. Leur extrémité caudale s'ouvre largement dans l'urodéum.

Rappelons très rapidement la structure histologique d'un tel oviducte qui a déjà été décrite sommairement par Combescot.

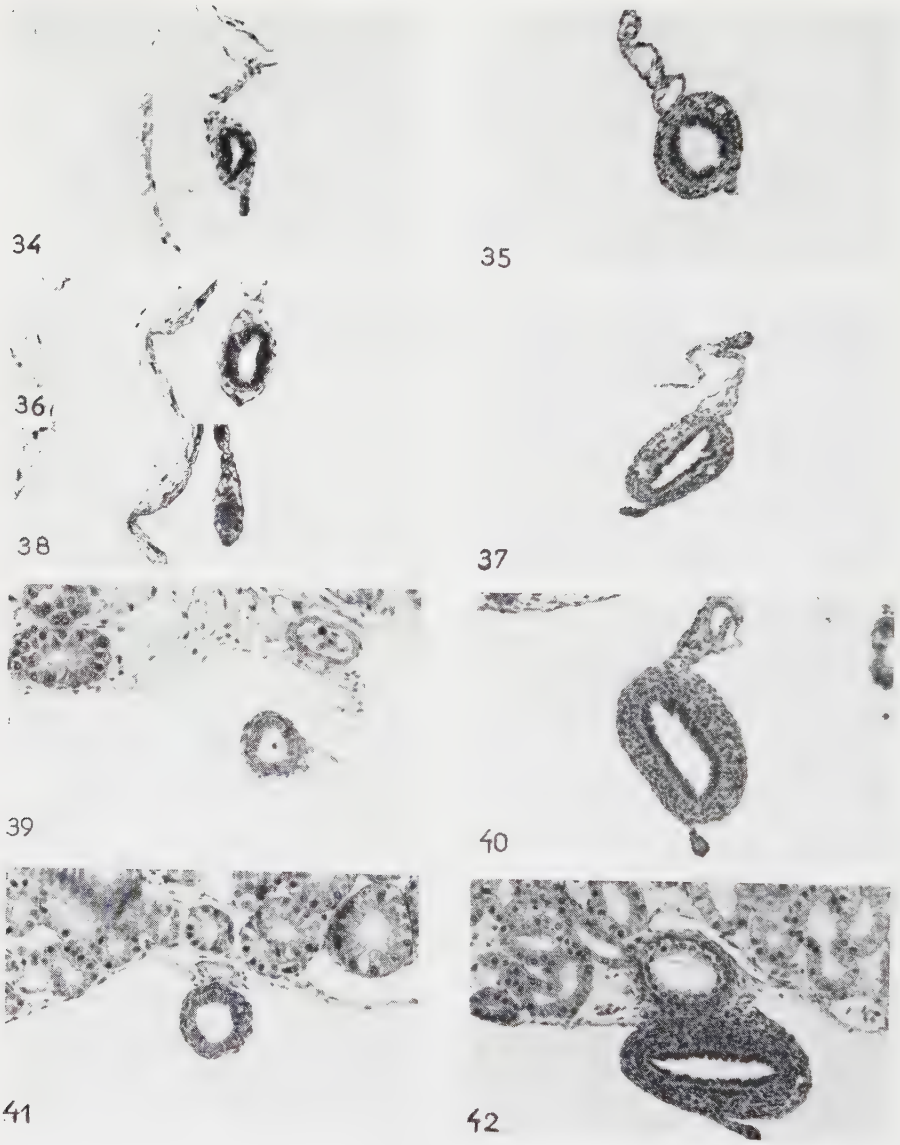
Dans un sens cranio-caudal, on distingue quatre segments successifs :

1) une région ostiale, s'ouvrant dans la cavité abdominale ; elle présente un épithélium fortement plissé, formé de cellules cylindriques peu élevées. Une paroi conjonctive lâche, relativement mince entoure cet épithélium, qui ne présente aucune différenciation glandulaire ;

2) un segment moyen, s'étendant sur les deux tiers de la longueur du canal, renfermant de nombreux éléments glandulaires. Ces glandes qui se différencient à partir d'invaginations tubulaires de l'épithélium, mucipare et cilié, envahissent presque toute la paroi conjonctive, qui est richement vascularisée ;

3) un segment correspondant au niveau antérieur des reins très court à épithélium cilié, dépourvu de glandes ;

4) un segment postérieur constituant le tiers inférieur de l'oviducte ; son chorion très épais, renferme des éléments fibreux et musculaires, à la périphérie ; sa partie centrale, conjonctive, fortement vascularisée



Section de canal de Müller de Tortues témoins.

Fig. 34. — Région ostiale d'un canal de Müller en voie de régression chez un mâle.

Fig. 35. — Région ostiale d'un canal de Müller de femelle.

Fig. 36. — Région non encore régressée du segment moyen chez un mâle.

Fig. 37. — Segment moyen du canal de Müller d'une femelle.

Fig. 38. — Partie régressée du segment moyen chez un mâle.

est envahie par les glandes coquillières, bourrées de produits de sécrétion très denses ; ces glandes s'ouvrent dans la lumière du canal de Müller au niveau d'un épithélium fortement cilié.

Témoins males

Les deux canaux de Müller subsistent encore chez les Tortues mâles très jeunes, où ils forment deux conduits rectilignes qui présentent la même disposition et les mêmes structures que chez les femelles. Ils pénètrent latéralement dans la paroi de la poche urodéale, où ils se terminent en cul-de-sac (fig. 10).

La régression des canaux de Müller débute d'une part au niveau de la région juxta-urodéale, d'autre part au niveau du segment moyen. C'est toujours le segment moyen droit, qui régresse en premier lieu. A partir de la région moyenne la régression se poursuit à la fois antérieurement et postérieurement. De la paroi urodéale la régression gagne peu à peu le cordon urogénital et se continue en direction craniale. La portion juxta-gonadique du canal de Müller demeure longtemps intacte, cependant c'est l'extrémité ostiale qui régresse en tout dernier lieu.

La structure histologique des canaux de Müller intacts du jeune mâle est analogue à celle des oviductes des jeunes femelles. L'épithélium présente une structure à peu de choses près uniforme sur toute la longueur du canal ; il est formé de cellules cylindriques peu élevées à grand noyau ovale occupant presque toute la masse cellulaire. Les sections de la partie caudale sont d'un diamètre deux fois plus grand que celles des régions craniales, ce qui est dû d'une part à une lumière plus dilatée et, d'autre part, à une gaine plus épaisse ; celle-ci est formée de 5 à 6 assises de cellules dans le segment postérieur du canal de Müller ; au niveau de la gonade elle ne présente plus que 3 assises et elle se réduit à une seule assise de cellules au niveau de la moitié antérieure du canal.

Dans un canal de Müller, dont la régression est déjà amorcée dans la région moyenne, on distingue dans un sens cranio-caudal :

— un ostium, à petite lumière, très étroite, tapissée d'un épithélium cylindrique bas, entouré d'une mince gaine conjonctive à tissu très lâche (fig. 34) ;

Fig. 39. — Segment juxta-gonadique du canal de Müller mâle en voie de régression.

Fig. 40. — Segment juxta-gonadique du canal de Müller femelle.

Fig. 41. — Segment postérieur du canal de Müller en voie de régression.

Fig. 42. — Segment postérieur du canal de Müller de la femelle. Gr. : × 192.

— une portion subsistante du segment moyen, présentant la même structure que la région ostiale (fig. 36) ;

— la partie régressée de la région moyenne, constituée d'un cordon cellulaire plein, entouré d'une mince gaine conjonctive (fig. 38) ;

— une partie inférieure, non régressée, s'étendant sur toute la longueur du rein ; un épithélium cylindrique bas, entouré de 2 à 3 assises de cellules conjonctives, tapisse une lumière de section circulaire (fig. 39 et 40).

Toutes les cellules épithéliales présentent un grand noyau de forme ovale.

Dans le cas où il ne subsiste que le segment postérieur du canal de Müller, celui-ci présente une section circulaire, de faibles dimensions. Une lumière réduite est tapissée d'un épithélium cubique, enveloppé d'une mince gaine conjonctive. Au niveau des segments régressés, les cellules qui forment initialement un cordon plein, sont détruites ; il ne subsiste plus qu'une lacune entourée d'une lame de tissu conjonctif très lâche.

Action des œstrogènes chez les femelles

a) *L'œstradiol* a provoqué une hypertrophie extrême des canaux de Müller. Ces derniers ont subi un épaississement considérable ; leur allonge-

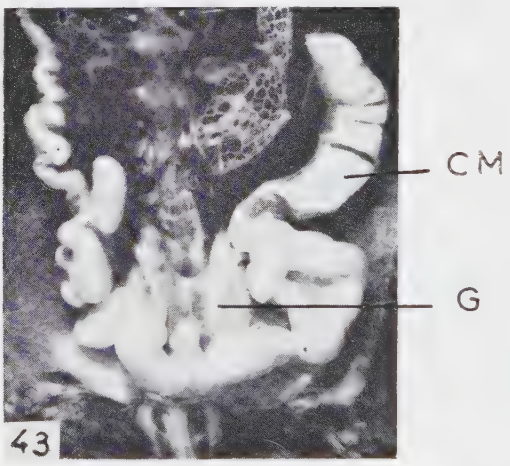


Fig. 43. - Vue macroscopique du système génital d'une femelle traitée aux œstrogènes.

ment est tel qu'ils se sont contournés et repliés plusieurs fois sur eux-mêmes (fig. 43).

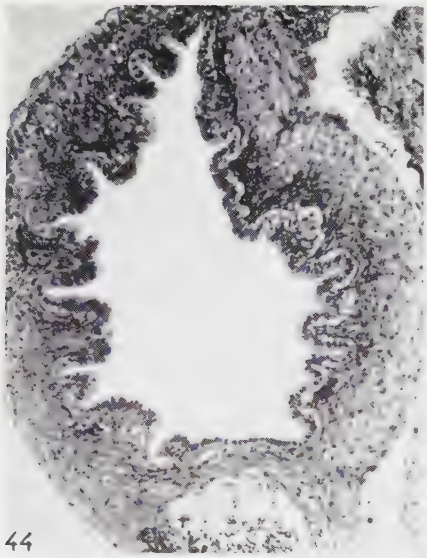
Ces canaux n'ont pas subi seulement une forte dilatation mais également une différenciation de leurs tissus, dont la structure permet de distinguer quatre segments successifs le long d'un même oviducte.

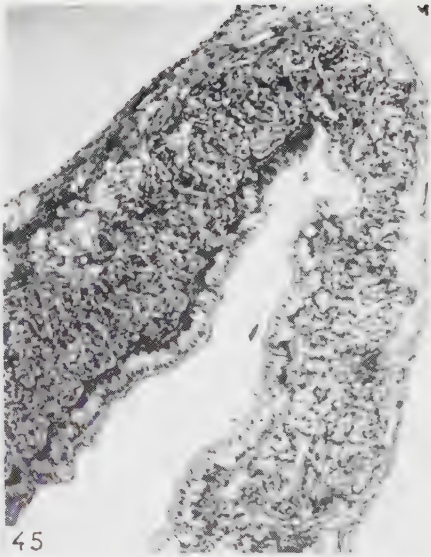
L'ostium est largement ouvert dans la cavité abdominale. Il est tapissé d'un épithélium cubique, fortement plissé ; sa paroi conjonctive est formée d'un tissu lâche (fig. 44).

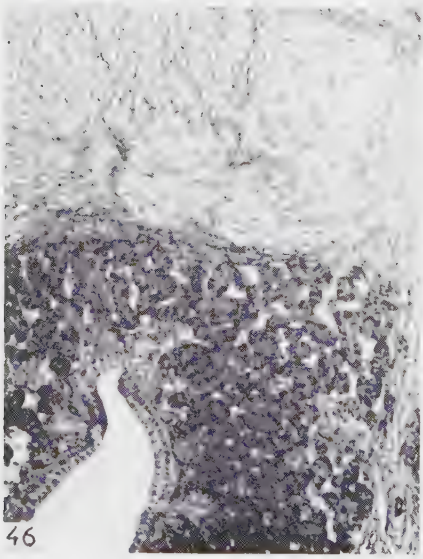
— Le segment moyen présente un épithélium cylindrique très élevé, à la fois mucipare et cilié. Une épaisse couche glandulaire s'est développée dans le chorion immédiatement en dessous de l'épithélium. Ces glandes tubulaires qui se sont différenciées à partir d'invaginations épithéliales, se sont ramifiées un grand nombre de fois. La lumière de ces tubes est à peine visible ; elle renferme souvent des produits de sécrétion qui sont évacués, dans la lumière de l'oviducte. Les cellules épithéliales sécrétrices qui forment la paroi des glandes, présentent deux aspects différents suivant que leur cytoplasme renferme des produits de sécrétion ou non ; dans le premier cas le noyau est basal et le pôle des cellules est bourré de fines granulations, très colorées ; quand les produits sécrétés viennent d'être évacués dans la lumière de la glande, le noyau est souvent entraîné au centre de la cellule et le cytoplasme très clair, paraît complètement vidé. Une paroi conjonctive, mince, mais richement vascularisée, entoure l'ensemble de ces formations (fig. 45).

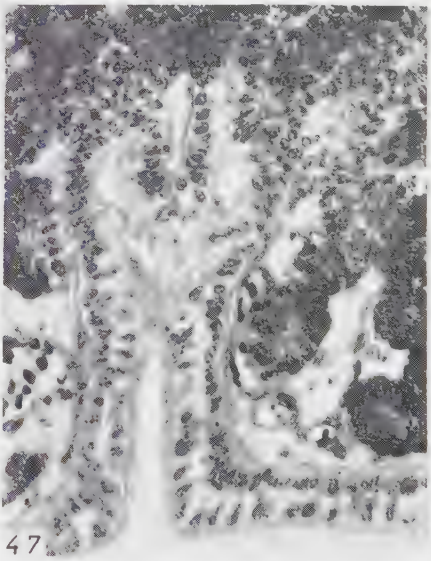
— Le segment juxta-gonadique antérieur ne renferme pas d'éléments glandulaires ; son épithélium très élevé et très plissé semble à première vue formé de plusieurs assises de cellules ; mais il n'en est rien. Ceci est dû d'une part au grand nombre de cellules qui sont tellement serrées qu'elles se chevauchent parfois et d'autre part au fait que chez les unes le noyau occupe une position basale, et chez les autres une position centrale. Ce sont les cellules ciliées qui prédominent ; leur ciliature est tellement abondante, qu'elle forme une couche continue bordant la lumière du canal. Le chorion très épais présente un tissu conjonctif lâche, renfermant de nombreux éléments vasculaires dans sa partie centrale ; des fibres musculaires circulaires et longitudinales se sont différenciées dans sa partie périphérique.

— Le segment postérieur s'étend jusqu'au milieu de la gonade ; il constitue le tiers inférieur du canal de Müller. L'épithélium cylindrique est formé de deux sortes de cellules. Les unes ciliées à noyau allongé, les autres à noyau basal. Comme les cellules, très nombreuses, sont serrées les unes contre les autres, leurs noyaux se superposent et donnent à l'épithélium une apparence bistratifiée. Des éléments glandulaires se sont différenciés en dessous de l'épithélium, où ils forment une couche continue de 4 à 8 rangées de formations tubulaires. Ces glandes diffèrent de celles qu'on observe au niveau du segment moyen ; elles se forment également à partir d'invaginations épithéliales qui se ramifient en s'enfonçant dans l'épaisseur du chorion ; mais le diamètre des tubes est plus petit, et leur structure est différente. Un épithélium sécréteur, formé de petites cellules cylindriques, tapisse une lumière, peu importante ; le noyau de ces cellules occupe une position basale, le restant de la cellule étant bourré de granulations, très éosinophiles, colorées en rouge foncé. Il s'agit là de glandes coquillières, que l'on rencontre exactement sous le









Coupes transversales d'un canal de Müller différencié à la suite d'un traitement à l'œstradiol.

Fig. 44. — Région ostiale ; Gr. : × 120.

Fig. 45. — Segment moyen glandulaire, muqueux ; Gr. : × 120.

Fig. 46. — Segment postérieur présentant des glandes coquillières ; Gr. : × 120.

Fig. 47. — Détail des glandes coquillières ; Gr. : × 480.

même aspect au niveau du segment inférieur d'un oviducte de femelle adulte ; elles sont noyées dans un tissu conjonctif très lâche, renferment de nombreux vaisseaux sanguins. Autour de ce conjonctif s'est développée une épaisse paroi musculaire ; du centre vers la périphérie on distingue successivement : une couche de muscles circulaires, une épaisse couche de muscles longitudinaux, quelques assises de fibres circulaires, entourées d'une gaine conjonctive plus ou moins épaisse (fig. 46 et 47).

A tous les niveaux, la structure de ce canal de Müller est absolument identique à celle d'un oviducte de Tortue adulte, dont la carapace atteint une longueur de 14 centimètres.

L'œstradiol a donc provoqué la différenciation d'un oviducte de femelle mure à partir du canal de Müller d'une jeune Tortue de 2,5 à 3 cm. de longueur de carapace.

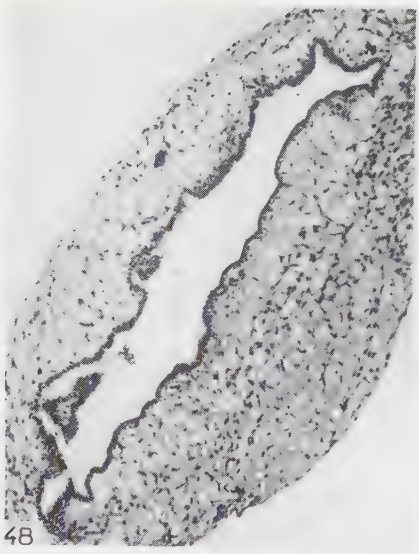
b) *Sous l'action du stilbœstrol*, les canaux de Müller se sont également développés. Leur hypertrophie, très forte, est cependant inférieure à celle des oviductes traités à l'œstradiol. Là encore, l'allongement et l'épaississement des canaux de Müller s'accompagnent de la différenciation de quatre segments dans un même oviducte ; leur structure diffère cependant légèrement de celle qu'on observe à la suite d'un traitement à l'œstradiol.

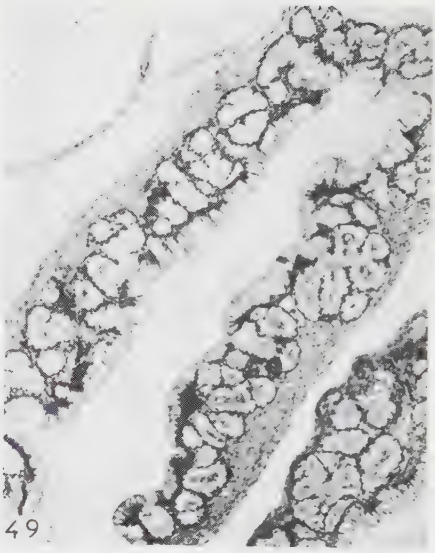
Dans un sens cranio-caudal on distingue donc :

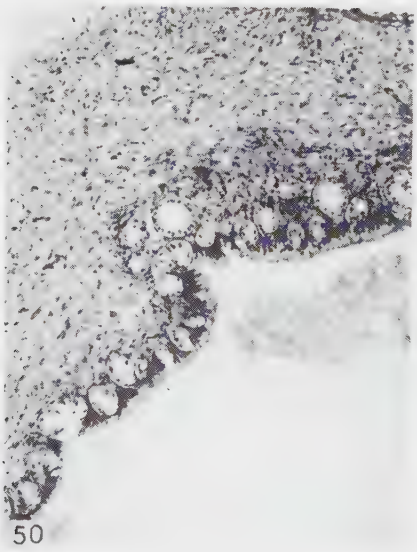
— une région ostiale, peu étendue, légèrement aplatie dorso-ventralement. Son épithélium, plissé est formé de petites cellules cubiques à noyau sphérique central. Le chorion relativement peu épais, est constitué d'un tissu conjonctif très lâche (fig. 48) ;

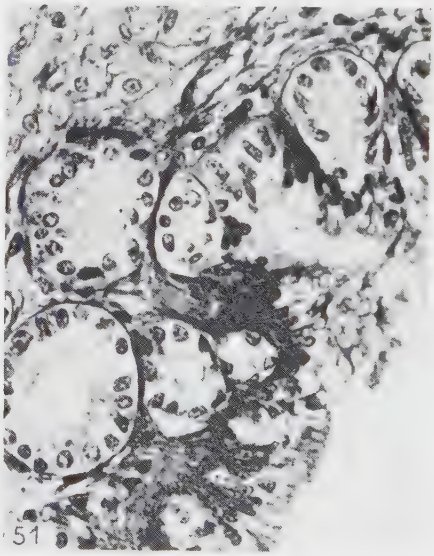
— un segment moyen, très long, s'étendant jusqu'au niveau antérieur des reins. L'épithélium muqueux est très élevé. Il est essentiellement formé de cellules mucipares, dont le noyau est complètement rejeté à la base par d'importantes formations de mucus qui envahissent la presque totalité de la cellule. Des cellules ciliées, à noyau allongé en forme de bâtonnet, sont intercalées entre les cellules muqueuses. De nombreuses invaginations de cet épithélium ont donné naissance à des formations tubulaires qui se ramifient en s'enfonçant dans le chorion où elles forment des amas glandulaires. Les glandes envahissent presque toute la paroi conjonctive, peu épaisse à ce niveau, mais richement vascularisée au niveau des formations glandulaires ; celles-ci sont formées de cellules muqueuses à noyau basal. Le cytoplasme de ces cellules renferme de nombreux petits grains de sécrétion très colorés, que l'on retrouve, dans la lumière de ces glandes, mélangés à de petites boules de mucus. Les produits de sécrétion sont ensuite évacués dans la lumière du canal de Müller (fig. 49) ;

— un segment juxta-gonadique, lui-même subdivisé en deux parties : une partie antérieure, dont l'épithélium fortement plissé, donne à la lumière un contour festonné. Cet épithélium cylindrique très élevé,









Coupes transversales d'un canal de Müller ayant subi un traitement au stilbœstrol.

Fig. 48. — Région ostiale ; Gr. : × 120.

Fig. 49. — Segment moyen, glandulaire, muqueux ; Gr. : × 120.

Fig. 50. — Segment postérieur ; ébauches de glandes coquillières ; Gr. : × 120.

Fig. 51. — Détail de l'ébauche des glandes coquillières ; Gr. : × 480.

renferme essentiellement des cellules ciliées, parmi lesquelles apparaissent quelques cellules mucipares. Le chorion, d'épaisseur moyenne est formé d'un tissu conjonctif dense, renfermant des fibres musculaires longitudinales et circulaires ;

— une partie postérieure, dont l'épithélium cylindrique élevé est également cilié. Des glandes tubulaires se différencient à partir de cet épithélium et pénètrent dans l'épaisseur du chorion ; elles se groupent et forment une couche continue au-dessous de l'épithélium. Ces formations glandulaires ne semblent pas actives ; le cytoplasme de leurs cellules est clair et ne présente pas encore de produits de sécrétion. Ce ne sont que les ébauches des glandes coquillières, observées à ce niveau dans un oviducte de femelle adulte. Le chorion est épais et présente des éléments musculaires dans sa partie périphérique : une gaine conjonctive enveloppe une épaisse couche de muscles longitudinaux, suivie de quelques assises de muscles circulaires entourant un tissu conjonctif lâche, vascularisé, où se trouvent noyées les formations glandulaires (fig. 50 et 51) ;

— un segment postérieur, dont le chorion est très épais ; en dessous de l'épithélium, celui-ci forme une épaisse couche de tissu conjonctif lâche. A ce niveau de l'oviducte, ce sont les muscles circulaires qui prédominent, formant une couche continue autour du tissu conjonctif ; à la périphérie on observe quelques paquets de fibres musculaires longitudinales, entourées à leur tour de quelques assises de tissu conjonctif lâche. L'épithélium cylindrique, peu élevé, est essentiellement formé de cellules ciliées, à noyau allongé, qui envoient des bouquets de cils dans la lumière du canal. Des invaginations de l'épithélium ont donné naissance à quelques cryptes glandulaires, isolées.

Cette structure est comparable à celle d'un oviducte appartenant à une Tortue femelle proche de la maturation sexuelle, mesurant de 11 à 13 centimètres au niveau du diamètre antéro-postérieur de la carapace.

La stimulation exercée par le stilbœstrol sur le canal de Müller est donc moins forte que celle qu'exerce l'œstradiol dans les mêmes conditions d'expérience.

Action des œstrogènes chez les males

a) Les *canaux de Müller, intacts* sur toute leur longueur chez les Tortues mâles très jeunes, dont la gonade a subi une inversion (fig. 52), ont réagi exactement de la même façon et dans les mêmes proportions que les canaux de Müller appartenant aux jeunes femelles à un traitement au stilbœstrol. On retrouve les quatre segments qui présentent exactement les mêmes différenciations que celles que nous venons de décrire chez les femelles :

— une région ostiale à épithélium bas et plissé,

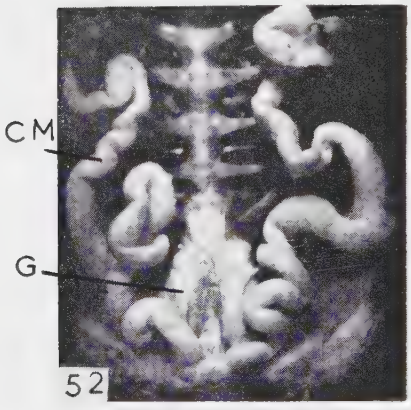
— un segment moyen, muqueux, présentant de nombreuses formations glandulaires,

un segment juxta-gonadique à épithélium cilié, élevé,

un segment postérieur, dont les cryptes glandulaires constituent les ébauches des glandes coquillières.

Dans le chorion de ces deux derniers segments se sont différenciés des éléments musculaires.

Tous les mâles des séries traitées à l'œstradiol ayant déjà amorcé la régression des canaux de Müller au moment de l'intervention, l'action de cette hormone sur le canal de Müller mâle intact n'a pas pu être étudiée. Cependant tout porte à croire que ces canaux intacts auraient réagi comme ceux des femelles, puisqu'il en est ainsi à la suite d'un traitement au stilbœstrol, d'autant plus que ce dernier s'est montré nettement



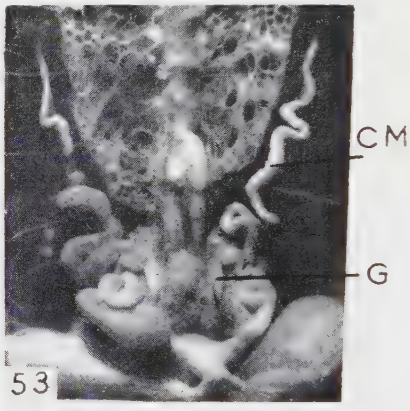


Fig. 52. — Vue macroscopique du système génital d'un mâle très jeune ayant subi une inversion sexuelle sous l'action des œstrogènes.

Fig. 53. — Vue macroscopique du système génital d'un mâle traité aux œstrogènes : les segments moyen et postérieur du canal de Müller droit en voie de régression, ont un aspect vésiculeux. G : gonade ; CM : canal de Müller.

moins actif chez les femelles au niveau des formations müllériennes que l'œstradiol.

b) Le comportement des *canaux de Müller en voie de régression* est le même, qu'ils aient été traités au stilbœstrol ou à l'œstradiol.

Lorsque la régression, qui débute toujours au niveau de la région moyenne du canal de Müller droit, affecte environ la moitié du segment moyen, des différences très nettes apparaissent entre le canal de Müller gauche, intact, qui réagit comme nous venons de le décrire ci-dessus et le canal droit, dont les tronçons moyens et postérieurs persistants tout en étant hypertrophiés, présentent un aspect vésiculeux (fig. 53).

L'examen histologique de cet oviducte droit montre que :

— la région ostiale s'est différenciée comme celle du canal gauche ;

— la partie persistante du segment moyen est fortement dilatée, mais

présente un épithélium plat, étiré, entouré d'une gaine conjonctive, très mince (2 à 3 assises de cellules étirées) ;

— le segment juxta-gonadique, au contraire, est bien développé ; son épithélium est élevé, fortement cilié ; on n'y observe cependant aucune formation glandulaire. Il s'est également différencié un chorion assez épais, renfermant quelques assises concentriques de fibres musculaires (fig. 60) ;

— le segment inférieur n'a subi qu'une dilatation sans aucune différenciation (fig. 62).

Les parties caudales et moyennes, du canal de Müller, maintenues et dilatées par les hormones femelles perdent leur pouvoir de différenciation, bien plus tôt que le segment juxta-gonadique et la région ostiale, qui régressent très tardivement.

Lorsque la régression a déjà atteint les deux canaux de Müller, et qu'il ne subsiste plus que des tronçons au niveau des reins, ceux-là se dilatent, se contournent même parfois, mais ne présentent plus aucune différenciation épithéliale.

Seule la région ostiale est encore capable de se différencier.

Les œstrogènes provoquent la maturation précoce de tous les canaux de Müller intacts ; qu'ils appartiennent à des Tortues mâles ou femelles, leur développement est identique en tous points, tant que la régression des canaux de Müller n'a pas encore débuté chez le mâle, leurs tissus possèdent exactement les mêmes potentialités de différenciation que ceux des oviductes femelles. Au cours de leur régression les canaux de Müller ne perdent que progressivement leur réactivité spécifique aux œstrogènes ; ainsi les segments juxta-gonadiques et la région ostiale sont encore capables de se différencier quand les segments moyen et postérieur du même canal ne répondent plus que par une dilatation à l'action de l'hormone femelle. Quel que soit l'état de régression du canal de Müller, tous les segments mülleriens persistants sont stabilisés et hypertrophiés par le traitement hormonal.

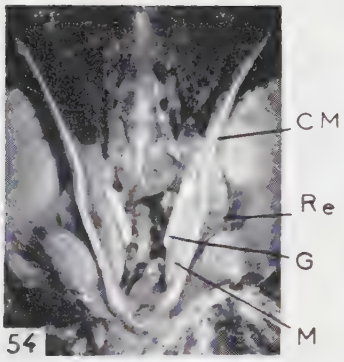
Action des androgènes chez les femelles

a) La *testostérone* provoque un épaississement très net des canaux de Müller (fig. 54) ; leur hypertrophie, moins importante que dans le cas d'un traitement aux œstrogènes, s'accompagne cependant de la différenciation des quatre segments distincts, dont la structure histologique est caractéristique d'un oviducte de femelle en voie de maturation génitale.

Dans la direction cranio-caudale, on distingue successivement :

— un ostium, aplati dorso-ventralement, dont la lumière, étroite, est tapissée d'un épithélium cubique, légèrement plissé. Le chorion est peu épais, mais constitué d'un tissu conjonctif relativement dense ;

— un segment moyen, présentant un épithélium cylindrique élevé, essentiellement mucipare. On y observe également des cellules ciliées,



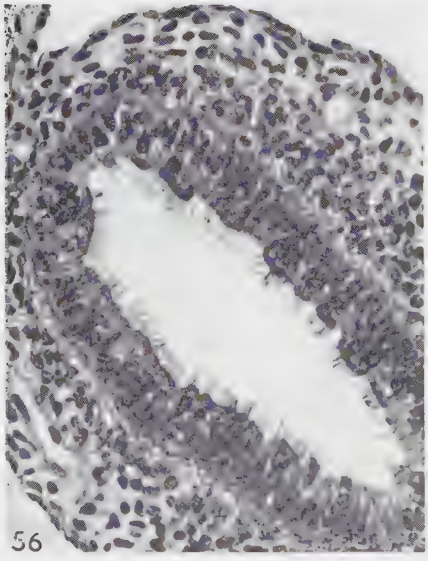


Fig. 54. — Vue macroscopique du système génital d'une femelle traitée à la testostérone ; CM : canal de Müller ; G : gonade ; M : mésonéphros ; Re : rein.

Fig. 55. — Section du segment moyen, muqueux et cilié d'un canal de Müller intact après traitement à la testostérone ; Gr. : × 480.

Fig. 56. — Segment juxta-gonadique, cilié, d'un canal de Müller traité à la testostérone ; Gr. : × 480.

Fig. 57. — Segment postérieur d'un canal de Müller traité à la testostérone ; ébauche de cryptes glandulaires ; Gr. : × 480.

à noyau allongé, émettant des bouquets de longs cils dans la lumière du canal. Le chorion est mince ; il comporte 4 à 5 assises de cellules conjonctives (fig. 55) ;

— la structure du segment juxta-gonadique est généralement uniforme sur toute sa longueur ; son épithélium, plissé, nettement cilié, est moins élevé que dans le segment précédent. Le chorion par contre, est épais et formé d'un tissu conjonctif très dense. Parfois, quelques cryptes glandulaires sont visibles dans la région inférieure de ce segment (fig. 56) ;

— le segment postérieur du canal de Müller présente un épithélium cylindrique élevé, renfermant à la fois des cellules ciliées et des cellules à noyau basal et pôle allongé ; le chorion est épais et renferme un tissu très dense (fig. 57).

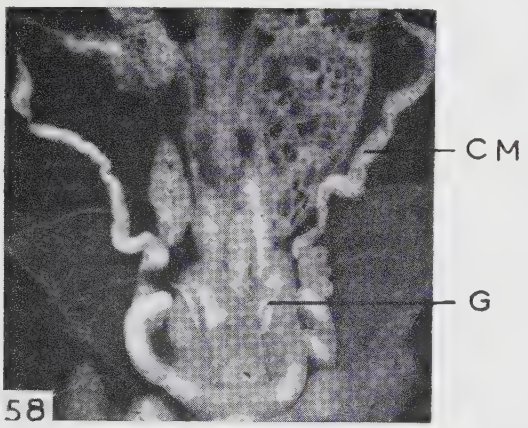


Fig. 58. — Vue macroscopique du système génital d'un mâle traité au sténandiol ; CM : canal de Müller ; G : Gonade.

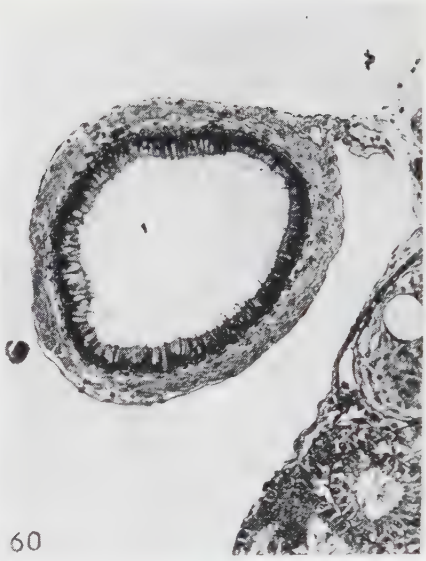
Aucune formation musculaire ne s'est différenciée dans la paroi de ce canal de Müller.

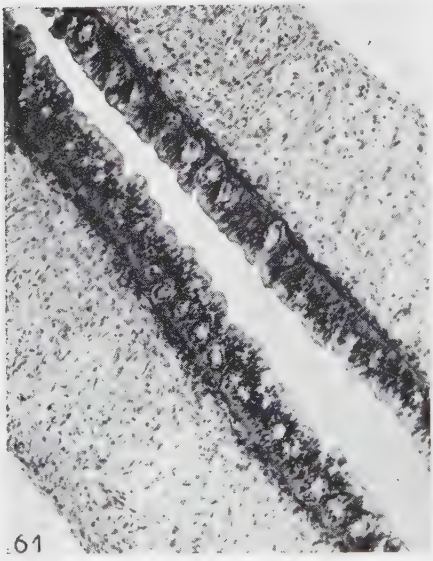
Un tel oviducte est nettement plus avancé dans son développement, que celui d'une femelle de 8 centimètres de longueur de carapace décrit plus haut.

b) Le *sténandiol* exerce une très forte stimulation sur les canaux de Müller, qui subissent une hypertrophie identique à celle qui suit un traitement au stilbœstrol. Ces canaux, épais et godronnés, se sont différenciés.

— L'ostium, dilaté présente un épithélium cylindrique peu élevé, fortement plissé. Le chorion n'est pas épais, mais il est formé d'un tissu conjonctif relativement dense, richement vascularisé.

— Au niveau du segment moyen s'est développé un épithélium muqueux très élevé. Il est plissé et donne à la lumière un contour festonné. Le pôle muqueux des cellules sécrétrices présente des dimensions énormes.





Action du sténandiol : comparaison entre un canal de Müller intact et un canal de Müller dont la régression est déjà avancée dans la région moyenne.

Fig. 59. — Segment juxta-gonadique d'un canal de Müller intact.

Fig. 60. — Segment juxta-gonadique d'un canal de Müller en voie de régression.

Fig. 61. — Segment postérieur différencié du canal de Müller intact.

Fig. 62. — Segment postérieur dilaté du canal de Müller en voie de régression. Gr. : × 120.

Quelques cellules ciliées, à noyau allongé en forme de bâtonnet sont intercalées entre les cellules mucipares. Le chorion est très mince à certains niveaux ; parfois on y distingue quelques fibres musculaires longitudinales.

— La partie antérieure du segment juxta-gonadique présente un épithélium, élevé, plissé, essentiellement cilié Chaque cellule émet un bouquet de longs cils dans la lumière du canal. Le chorion, épais, est constitué d'un tissu conjonctif, bien vascularisé et renfermant des muscles lisses longitudinaux (fig. 59). L'épithélium de la région juxtagonadique postérieure est toujours cilié. Des invaginations épithéliales forment des cryptes glandulaires, à partir desquelles se différencient normalement les glandes coquillières. L'épithélium est nettement délimité à sa base par une mince couche de cellules à petits noyaux très colorés. Le chorion est très épais ; il présente une épaisse couche de muscles longitudinaux disposés en faisceaux radiaux dans sa partie centrale et quelques assises de muscles circulaires à la périphérie.

Le segment inférieur du canal de Müller présente un épithélium cilié, moins élevé que celui des régions précédentes. Les formations glandulaires sont plus rares, et la lumière est moins dilatée. Le chorion, par contre, est très épais et présente la même structure qu'au niveau du segment juxtagonadique postérieur (fig. 61).

La structure de ces oviductes correspond exactement à celle que présente le canal de Müller de la Tortue intersexuée décrite plus haut.

Action des androgènes sur les canaux de Müller des Males

a) Les *canaux de Müller intacts* traités à la testostérone ou au sténandiol présentent exactement les mêmes transformations histologiques que ceux des Tortues femelles soumises au même traitement (fig. 58).

Par l'injection d'une hormone androgène telle que le dipropionate d'androstènediol on a donc réussi à reproduire au niveau du canal de Müller de Tortues mâles très jeunes une différenciation identique à celle qui s'est produite spontanément chez un individu intersexué.

b) Les *canaux de Müller en voie de régression* se sont comportés sous l'action des androgènes de la même façon que sous l'action des œstrogènes.

Si la régression n'intéresse que le segment moyen du canal de Müller droit, le canal gauche, intact, se différencie comme celui d'une femelle ; au niveau du canal droit seul le segment juxta-gonadique et la région ostiale se différencient, alors que les autres segments, non régressés, se dilatent uniquement (fig. 60 et 62).

Lorsque la régression est déjà plus avancée et s'étend sur la région moyenne des deux canaux de Müller, les tronçons persistants sont hyper-

trophiés, mais leur épithélium formé de petites cellules cubiques, n'a subi aucune différenciation.

Aucune des hormones androgènes utilisées n'a induit la régression des canaux de Müller ; bien au contraire, elles exercent une action stimulatrice sur ces derniers en les hypertrophiant et en provoquant au niveau des canaux intacts la différenciation des quatre segments caractéristiques d'un oviducte de femelle proche de la maturité sexuelle. Tous les segments mülleriens persistant au moment de l'intervention sont stabilisés et dilatés comme sous l'action des œstrogènes.

Comment expliquer ces résultats ? La castration de ces animaux n'ayant pas pu être réalisée, plusieurs hypothèses peuvent être envisagées :

1) Y aurait-il une action indirecte de l'hormone mâle injectée, qui induirait au sein de la gonade des transformations modifiant la sécrétion hormonale de cette dernière ; dans ce cas ce serait la substance sécrétée par la gonade qui agirait sur les canaux de Müller en provoquant leur différenciation.

2) Y aurait-il une action directe de l'hormone injectée sur les canaux de Müller ?

3) La non-spécificité de l'hormone serait-elle responsable des résultats observés ?

Action des hormones gonadotropes sur les canaux de Müller des femelles

Les canaux de Müller sont faiblement dilatés ; seul l'épithélium des segments juxtagonadiques s'est différencié ; il est élevé et cilié. Ces oviductes ont cependant été stimulés car on observe de nombreuses figures de divisions aussi bien au niveau de l'épithélium qu'à celui du chorion, légèrement épaissi.

Action des hormones gonadotropes sur les canaux de Müller des males

Les canaux de Müller se sont dilatés et différenciés de la même façon et dans les mêmes proportions qu'à la suite d'un traitement à la testostérone.

a) La dilatation s'accompagne de transformations importantes de l'épithélium, qui devient élevé dans le segment moyen du canal ; il est essentiellement constitué de cellules mucipares parmi lesquelles se sont développées quelques cellules ciliées ; le chorion est réduit à une mince gaine conjonctive. Le segment juxta-gonadique présente un épithélium un peu moins élevé, mais fortement cilié, entouré de 6 à 7 assises de cellules

conjonctives. Le chorion s'épaissit encore davantage au niveau du segment postérieur, dont l'épithélium, moins élevé ne renferme plus que de rares cellules ciliées ; on y observe cependant quelques ébauches de cryptes glandulaires en voie de différenciation. Aucun élément musculaire n'est visible au niveau du chorion.

b) Dans le cas où la régression du canal de Müller est déjà bien avancée, les segments persistants au niveau des reins sont dilatés. Mais, leur épithélium, formé de petites cellules cubiques, n'a subi aucune différenciation ; il est entouré d'une mince paroi conjonctive, constituée d'environ cinq assises cellulaires. Un tel segment müllérien a conservé sa structure initiale tout en se dilatant.

La différence de réaction des canaux de Müller mâle et femelle peut s'expliquer par le fait que le testicule est davantage stimulé par l'hormone gonadotrope que l'ovaire, comme nous l'avons observé plus haut ; ainsi l'élaboration d'hormone sexuelle serait plus active au niveau du testicule que de l'ovaire.

Ceci nous incite à penser que l'hormone gonadotrope n'agit pas directement sur les canaux de Müller, bien que nous n'ayons pas la preuve qu'auraient pu nous fournir les animaux castrés.

Dans ce cas, l'hormone testiculaire, sécrétée par la gonade stimulée, loin de provoquer la régression des canaux de Müller, en assure le maintien tout en induisant la différenciation des canaux de Müller non régressés.

Les résultats enregistrés ici étant identiques à ceux décrits antérieurement à propos d'un traitement à la testostérone, il devient difficile d'expliquer la réaction paradoxale des canaux de Müller aux androgènes par le fait que nous ayons employé une hormone non spécifique.

D'autre part, dans le cas de traitements combinés, gonadotrophine + œstrogène, ou gonadotrophine + testostérone, les deux effets s'additionnent pour provoquer une hypertrophie encore plus poussée des formations müllériennes. Il y a donc synergie entre les actions des hormones gonadotropes et des hormones sexuelles sur les canaux de Müller ; cela se comprendrait difficilement si l'hormone non spécifique (ici l'hormone sexuelle injectée) avait une action différente de celle élaborée par la gonade du même animal.

Il reste cependant à savoir si l'hormone sexuelle injectée a une action directe ou indirecte sur le canal de Müller des jeunes Tortues.

C. *Le cordon urogénital.*

Les conduits urogénitaux se groupent en arrière de chaque rein dans un cordon urogénital où ils cheminent parallèlement avant de pénétrer dans la paroi de l'urodéum.

Témoins femelles

Le cordon urogénital est constitué de trois canaux réunis et maintenus par une gaine conjonctive commune, de part et d'autre du plan sagittal :

— en position dorsale, l'uretère,
— en position ventrale, le canal de Müller,
— et entre les deux, le canal de Wolff (fig. 64).

Le *canal de Müller* présente une section en forme de croissant ; la lumière est ainsi légèrement aplatie dans le sens dorso-ventral. Elle est

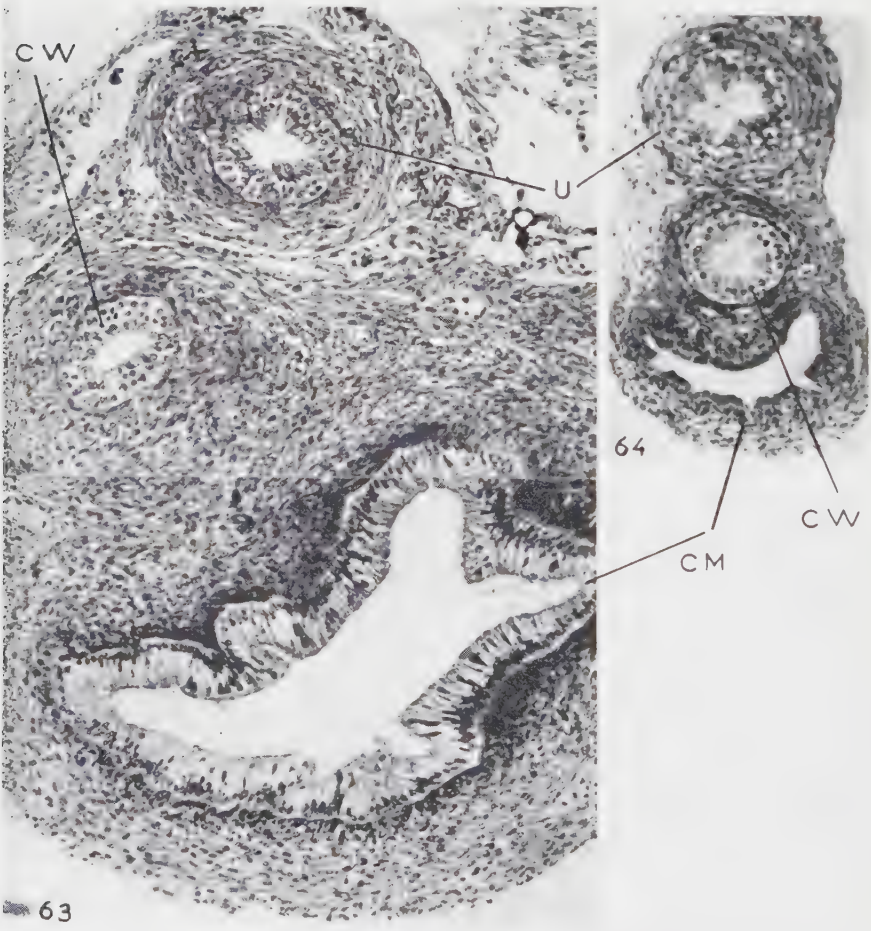


Fig. 63. — Coupe transversale faite au niveau du cordon urogénital d'une femelle traitée à la testostérone.

Fig. 64. — Section d'un cordon urogénital de femelle témoin.

CM : canal de Müller ; CW : canal de Wolff ; U : uretère ; Gr. : × 192.

tapissée d'un épithélium unicellulaire cubique, légèrement plissé. Les cellules épithéliales sont serrées les unes contre les autres ; leur noyau, plus ou moins allongé, occupe presque toute la cellule. Parfois on peut observer quelques cellules ciliées, mais elles sont rares. En dessous de l'épithélium on distingue deux à trois couches de cellules n'ayant pas d'orientation définie. Deux à trois assises concentriques forment une gaine conjonctive entourant l'ensemble du canal.

Le *canal de Wolff* se loge dans la concavité du canal de Müller ; sa section est parfaitement circulaire. Un épithélium bistratifié entoure la lumière assez réduite. Il comporte une assise de cellules cylindriques, à noyau basal arrondi et à pôle muqueux. Quatre à cinq assises de cellules conjonctives entourent cet épithélium. Une deuxième gaine conjonctive plus épaisse, enveloppe à la fois le canal de Wolff et le canal de Müller.

L'*uretère* présente également une section circulaire, sa lumière plus large que celle du canal de Wolff, possède cependant des contours irréguliers ; ceci est dû à un léger plissement de l'épithélium. Ce dernier est bistratifié : l'assise basale est cubique, l'assise centrale est plus élevée que celle du canal de Wolff, car les pôles muqueux sont plus importants. L'uretère est revêtu d'une gaine conjonctive entourant 4 à 5 assises concentriques de fibres musculaires.

Les trois canaux sont réunis par une mince paroi conjonctive, servant de revêtement au cordon.

Témoins males

Chez les individus très jeunes, le cordon urogénital est constitué de trois canaux, présentant la même disposition que chez une Tortue femelle (fig. 66).

On n'observe que deux canaux (l'uretère et le canal de Wolff) chez les mâles, dont le canal de Müller est en voie de régression.

Les canaux cheminent côte à côte dans les cordons, qui se raccordent aux parois latérales de l'intestin ; les conduits pénètrent dans la paroi intestinale au niveau où débute le sac urodéal.

L'ensemble formé par les conduits urogénitaux est entouré d'une gaine conjonctive, peu épaisse. Si le *canal de Müller* subsiste encore à ce niveau, il présente une lumière réduite, tapissée d'un épithélium plat, formé de très petites cellules serrées les unes contre les autres. Deux à trois assises de cellules conjonctives entourent cet épithélium. Une gaine conjonctive plus épaisse, formée de 7 à 10 assises concentriques est commune au résidu müllérien et au *canal de Wolff*. Ce dernier présente une lumière peu importante ; sa section est plus ou moins circulaire. L'épithélium stratifié, qui la borde, comporte deux couches de cellules :

— l'une basale, formée de cellules cubiques à noyau central,
— l'autre centrale, celle qui est en contact avec la lumière, présentant

des cellules cylindriques peu élevées, à noyau basal et pôle légèrement muqueux.

La lumière de l'*uretère* est nettement plus large, mais ses contours irréguliers. L'épithélium comporte également deux assises de cellules : la basale, cubique et la centrale, cylindrique à pôles muqueux. Une gaine conjonctive, indépendante de celle qui est commune au canal de Wolff et au canal de Müller, entoure quelques assises concentriques de fibres musculaires.

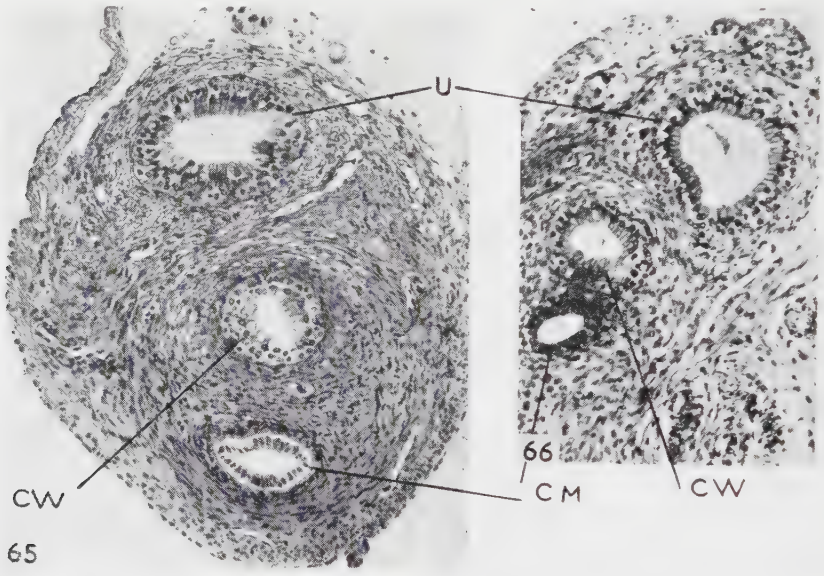


Fig. 65. — Section du cordon urogénital d'un mâle traité aux hormones gonadotropes.

Fig. 66. — Section d'un cordon urogénital d'un mâle témoin.

CM : canal de Müller ; CW : canal de Wolff ; U : uretère ; Gr. : × 192.

Action des œstrogènes

a) *Observations faites chez la femelle.* — Le cordon urogénital est extrêmement hypertrophié et se soude très tôt à la paroi cloacale.

Le *canal de Müller* en constitue la partie essentielle ; sa lumière fortement dilatée présente des contours irréguliers. A la suite d'un traitement à l'œstradiol l'épithélium a subi une différenciation analogue à celle qui se produit dans un oviducte de femelle pubère. Il comporte deux assises de cellules ciliées et mucipares ; la ciliature est très abondante ; par endroits, les cils sont tellement nombreux qu'ils forment une bordure continue tapissant la lumière. Des invaginations en doigt

de gant de l'épithélium donnent naissance à de nombreuses glandes tubulaires, qui s'enfoncent dans l'épaisseur du conjonctif sous-jacent. Ces glandes se rassemblent en une épaisse couche, comprenant 3 à 4 rangées de tubes, en dessous de l'épithélium ; elles présentent en effet de nombreuses ramifications, qui pénètrent assez profondément dans le chorion. On peut les assimiler aux glandes coquillières qui se développent chez une femelle normale au moment de la puberté ; leur lumière est peu développée, tapissée d'un épithélium cylindrique simple, formé de cellules à noyau allongé et à pôle muqueux, plus ou moins ciliées selon les niveaux. Ces formations glandulaires sont noyées dans un tissu conjonctif assez lâche ; en dessous de celui-ci, on observe quelques assises concentriques de fibres musculaires, puis une couche de muscles longitudinaux disposés en faisceaux radiaux, entourés à leur tour, d'une épaisse couche de muscles circulaires ; une mince gaine conjonctive enveloppe cet ensemble.

Chez les femelles traitées au di-éthylstilbœstrol, la différenciation de l'épithélium n'est pas aussi complète ; en effet, il est moins élevé, et ne comporte qu'une assise de cellules ciliées ; les formations glandulaires existent mais sont peu nombreuses à ce niveau. Cependant, la lumière du canal de Müller est tout aussi dilatée que dans le cas précédent, et sa paroi fortement épaissie, présente une épaisse couche conjonctive dans sa partie centrale, et des fibres musculaires à sa périphérie seulement.

Le *canal de Wolff* est dilaté, mais pas dans les mêmes proportions que le canal de Müller. Son épithélium est stratifié, comprenant 2 à 3 assises de cellules, la plus centrale étant mucipare. En dessous de cet épithélium s'est différenciée une paroi conjonctive, renfermant une couche peu épaisse de muscles circulaires.

La lumière de l'*uretère* est peu dilatée, mais son épithélium nettement plus épais ; il est formé de 3 assises de cellules ; celle qui tapisse la lumière, est élevée, car fortement mucipare. Une gaine conjonctive peu épaisse entoure une mince couche de muscles circulaires.

b) *Observations faites chez le mâle.* — Elles se rapprochent beaucoup de celles que nous avons pu faire chez la femelle.

Si le *canal de Müller* n'est pas encore régressé, il occupe plus de la moitié du cordon, qui présente une structure analogue à celle décrite plus haut chez la femelle. Très souvent le cordon ne présente plus de canal de Müller ; à ce moment les parois conjonctives du canal de Wolff et de l'uretère sont d'autant plus épaisses, de sorte que le volume du cordon urogénital demeure tout aussi important.

Le *canal de Wolff* présente une lumière à contours irréguliers, tapissée d'un épithélium, formée de 2 assises de cellules, l'une cubique, l'autre cylindrique et mucipare. En dessous de l'épithélium se trouve une forte épaisseur de tissu conjonctif lâche, dont les cellules n'ont pas d'orientation définie. Celle-ci est surmontée d'une couche de fibres musculaires lisses, disposées en assises concentriques. Tout à fait superficiellement

on observe encore une couche de muscles longitudinaux, groupés en faisceaux.

La lumière de l'*uretère* est moins dilatée, tapissée d'un épithélium très mucipare. La paroi, très épaisse, comporte 3 couches musculaires successives :

— la plus superficielle, formée de muscles circulaires,
— puis une forte épaisseur de muscles longitudinaux,
— en dessous de l'épithélium 2 à 3 assises concentriques de fibres musculaires.

On observe les mêmes différences de réaction au di-éthyl-stilbœstrol et à l'œstradiol que chez la femelle.

Les œstrogènes provoquent une hypertrophie considérable du cordon urogénital en induisant la différenciation de l'épithélium et de la paroi musculaire des conduits urogénitaux.

Action des androgènes

a) *Observations faites chez la femelle.* — L'hypertrophie du cordon urogénital est très poussée ; celui-ci est deux fois plus épais que le cordon urogénital d'un mâle soumis au même traitement. Ceci est dû à un épaississement considérable des parois conjonctives, et à un développement très important du canal de Müller (fig. 63).

Le *canal de Müller* occupe à lui seul plus de la moitié du cordon. Sa lumière fortement dilatée, présente une section légèrement aplatie, en forme de croissant ; ses contours sont irréguliers, par suite du plissement de l'épithélium qui s'est différencié. Celui-ci est très élevé, formé de deux sortes de cellules : d'une part de cellules mucipares, à noyau basal et pôles muqueux, constituant les 3/4 de la cellule, d'autre part des cellules ciliées à noyau allongé. De temps en temps des groupes de cellules sécrétrices de mucus s'invaginent pour former une crypte glandulaire. En dessous de l'épithélium s'est différenciée une mince couche de muscles longitudinaux. La paroi du canal de Müller est cependant essentiellement formée de tissu conjonctif ; à la périphérie on observe parfois quelques fibres musculaires circulaires.

Canal de Wolff : sa lumière est généralement peu dilatée, mais son épithélium s'est épaissi ; il est constitué de trois assises de cellules, dont la plus centrale est légèrement mucipare. Dans quelques cas, où la dilatation de la lumière est plus importante, l'épithélium ne comporte que 2 assises de cellules cubiques. Mais avant tout, il s'est développé une épaisse paroi musculaire ; du centre vers la périphérie, on distingue : 2 à 3 assises concentriques de fibres musculaires, une couche de muscles longitudinaux, entourée d'une couche de la même épaisseur de muscles circulaires.

En dehors de la différenciation d'une paroi musculaire, moins épaisse, mais de structure identique à celle du canal de Wolff, l'*uretère* ne présente pas de différence avec celui d'une femelle témoin. Parfois l'épithélium possède une assise supplémentaire mais la lumière n'est guère dilatée.

Dans la partie antérieure du cordon les trois canaux sont nettement séparés les uns des autres ; mais très rapidement la paroi du canal de Wolff s'accole à la partie concave de la paroi du canal de Müller ; ainsi ces deux canaux forment un ensemble dont reste d'abord séparé l'uretère qui finit par se joindre aux conduits génitaux au niveau de la paroi urodéale.

Il y a eu un épaississement considérable de l'ensemble des parois conjonctives, où se sont développées d'importantes formations musculaires ; l'épithélium des canaux génitaux s'est nettement différencié. La lumière de ces conduits, et en particulier celle du canal de Müller est fortement dilatée. L'uretère, par contre, réagit très peu au traitement.

b) *Observations faites chez le mâle.* — Le canal de Müller se retrouve dans tous les cas où il subsistait encore au moment de l'intervention. Seuls les animaux dont le canal de Müller était déjà régressé à ce niveau, présentent un cordon ne comprenant que le canal de Wolff et l'uretère. L'épaisseur du cordon a considérablement augmenté. Les canaux occupent les mêmes positions que chez les témoins.

La lumière relativement peu dilatée du *canal de Müller* est tapissée d'un épithélium cylindrique nettement plus élevé que chez le témoin ; les cellules sont beaucoup plus grandes, quelques-unes sont ciliées, la plupart présentent un noyau basal et des pôles muqueux. En dessous de l'épithélium, 6 à 8 assises de cellules aplaties, disposées en couches concentriques, constituent une gaine conjonctive.

L'épithélium fortement épaissi du *canal de Wolff* entoure une lumière à contours irréguliers, parfois en forme d'étoile à trois branches. Il comporte 4 à 5 assises de cellules, au niveau desquelles on peut observer de nombreuses divisions, ce qui dénote une certaine activité mitotique. Ainsi les cellules épithéliales sont souvent groupées en petits paquets comprenant 6 à 8 cellules. Seule l'assise la plus centrale, celle qui tapisse la lumière est formée de cellules légèrement muqueuses. Les cellules des couches sous-jacentes ont une forme cubique ; leur noyau arrondi occupe le centre de la cellule. En dessous de l'épithélium s'est développée une épaisse paroi musculaire présentant la même structure qu'au niveau d'un cordon urogénital de femelle traitée aux androgènes.

L'*uretère* présente une lumière rétrécie par suite d'un épaississement considérable de l'épithélium ; celui-ci est légèrement plissé et donne ainsi à la lumière un contour festonné. On distingue 4 à 5 assises de cellules épithéliales ; celle qui tapisse la lumière est assez élevée, car formée de cellules à pôle muqueux. De temps en temps quelques cellules mucipares, à cytoplasme plus clair forment de petites cryptes. Trois assises concen-

triques de fibres musculaires délimitent nettement l'épithélium à sa base. La paroi épaissie de l'uretère renferme des muscles longitudinaux au centre, des muscles circulaires à la périphérie.

La gaine conjonctive, qui réunit les deux ou trois canaux s'est également épaissie sous l'action du traitement hormonal.

Au niveau du cordon urogénital mâle les androgènes ont donc provoqué une différenciation et un épaississement des parois musculo-conjonctives, ainsi qu'une différenciation de l'épithélium des conduits urogénitaux sans qu'il se soit produit une dilatation importante de la lumière de ces canaux.

Action des hormones gonadotropes

a) Le cordon urogénital de la *femelle* ne diffère de celui des témoins que par une légère dilatation des canaux urogénitaux.

b) *Chez le mâle* le cordon urogénital est hypertrophié ; sa taille a augmenté dans une proportion allant du simple au triple. Il s'est surtout produit un important épaississement des parois conjonctives, où se sont différenciés certains éléments musculaires (fig. 65).

La lumière du *canal de Müller* est légèrement dilatée ; ses contours sont réguliers ; elle est tapissée d'un épithélium cubique assez élevé. Le cytoplasme très clair de ses cellules contraste avec celui des deux rangées de cellules à noyau irrégulier et très coloré, qui forment la couche basale sous-jacente. A la périphérie se sont développées plusieurs assises concentriques, formées de fibres musculaires lisses ; celles-ci appartiennent à la gaine musculaire commune au canal de Müller et au canal de Wolff.

Le *canal de Wolff* n'est pas dilaté ; mais son épithélium s'est épaissi ; il comporte trois assises de cellules dont la plus centrale est muqueuse. Une paroi musculaire renfermant quelques éléments longitudinaux mais surtout des fibres circulaires s'est développée en dessous de l'épithélium. Une gaine musculaire circulaire entoure à la fois le canal de Müller et le canal de Wolff.

L'*uretère* ne diffère guère de celui des témoins ; cependant sa paroi renferme des formations musculaires plus importantes.

Dans le cas d'un traitement combiné : hormone gonadotrope + hormone sexuelle, les deux effets s'additionnent, ce qui se traduit par une hypertrophie encore plus accentuée du cordon urogénital.

D. *Le cloaque.*

Chez les Chéloniens il existe une cavité cloacale commune par laquelle sont évacués les matières fécales, les urines et les produits génitaux.

Gadow (1887) donne une description assez détaillée du cloaque des Chéloniens et de ses annexes, entre autres de l'organe copulateur. Boas (1891) décrit rapidement la morphologie du tubercule génital chez

une Tortue du genre *Testudo* et chez deux *Emys*. Hellmuth (1902) étudie le développement de la région cloacale et du tubercule génital chez l'embryon et le jeune d'*Emys luteria*. Une étude anatomique du cloaque et de ses différenciations a été faite par Schmidtgen (1907) chez un certain nombre de Tortues appartenant aux diverses familles de Chéloniens. Nicolson et Risley (1940) en montrant le dimorphisme sexuel qui existe entre les cloaques mâle et femelle d'*Emys blandigii*, donnent une description de l'organe copulateur de l'adulte.

La littérature ne signale à ma connaissance aucun travail sur le développement ou la structure des formations cloacales d'*Emys leprosa*, dont il sera donné une description détaillée chez les animaux ayant servi de témoins.

La partie craniale du cloaque présente une poche ventrale, recevant les conduits urinaires et génitaux, séparée du rectum par un repli frontal : le septum urorectal (Hellmuth, 1902), responsable de la formation d'un « sac urodéal ».

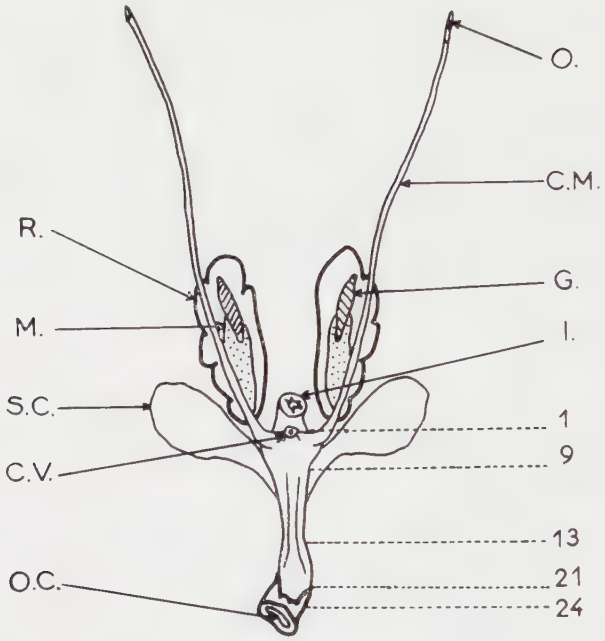
I. — LE SAC URODÉAL

Le septum urorectal, qui sépare le sac urodéal du cloaque, se forme par le rapprochement et la soudure de plis provenant des parois cloacales latérales. Vers la partie postérieure du sinus cette soudure est incomplète ; il subsiste ainsi une fente par laquelle l'urodéum communique avec le cloaque.

Témoin male

Le sac urodéal est peu étendu en longueur ; antérieurement il se termine en cul-de-sac ; là, sa paroi forme de nombreux plis (Pl. II, 3). Le canal de la vessie y débouche ventralement. Les conduits urogénitaux traversent les parois latérales et s'approchent progressivement de la cavité du sinus. De chaque côté on voit s'avancer dans le sac urodéal une protubérance, ayant la forme d'un petit mamelon. Ce sont les papilles urogénitales au sommet desquelles débouche le canal de Wolff (Pl. II, 5) ; le canal de Müller s'y termine par une extrémité aveugle (fig. 72). L'uretère s'ouvre dans l'urodéum par un orifice plus large, situé sur la papille en dessous, et un peu en arrière, du canal de Wolff (Pl. III, 6).

Au niveau des papilles urogénitales le sac urodéal atteint sa largeur maximum. La section transversale présente un dessin caractéristique, formé par deux W en regard par leurs parties inférieures. Deux plis longitudinaux de la paroi ventrale de l'urodéum délimitent une fente, sorte de gouttière médio-ventrale (Pl. II, 4 et 5). Les plis qui forment le septum urorectal ne sont qu'imparfaitement soudés à ce niveau, d'où l'existence d'une fente au centre de la paroi dorsale de l'urodéum. Cette fente devient de plus en plus profonde vers la partie caudale et finit par



Pl. I.

PLANCHE I

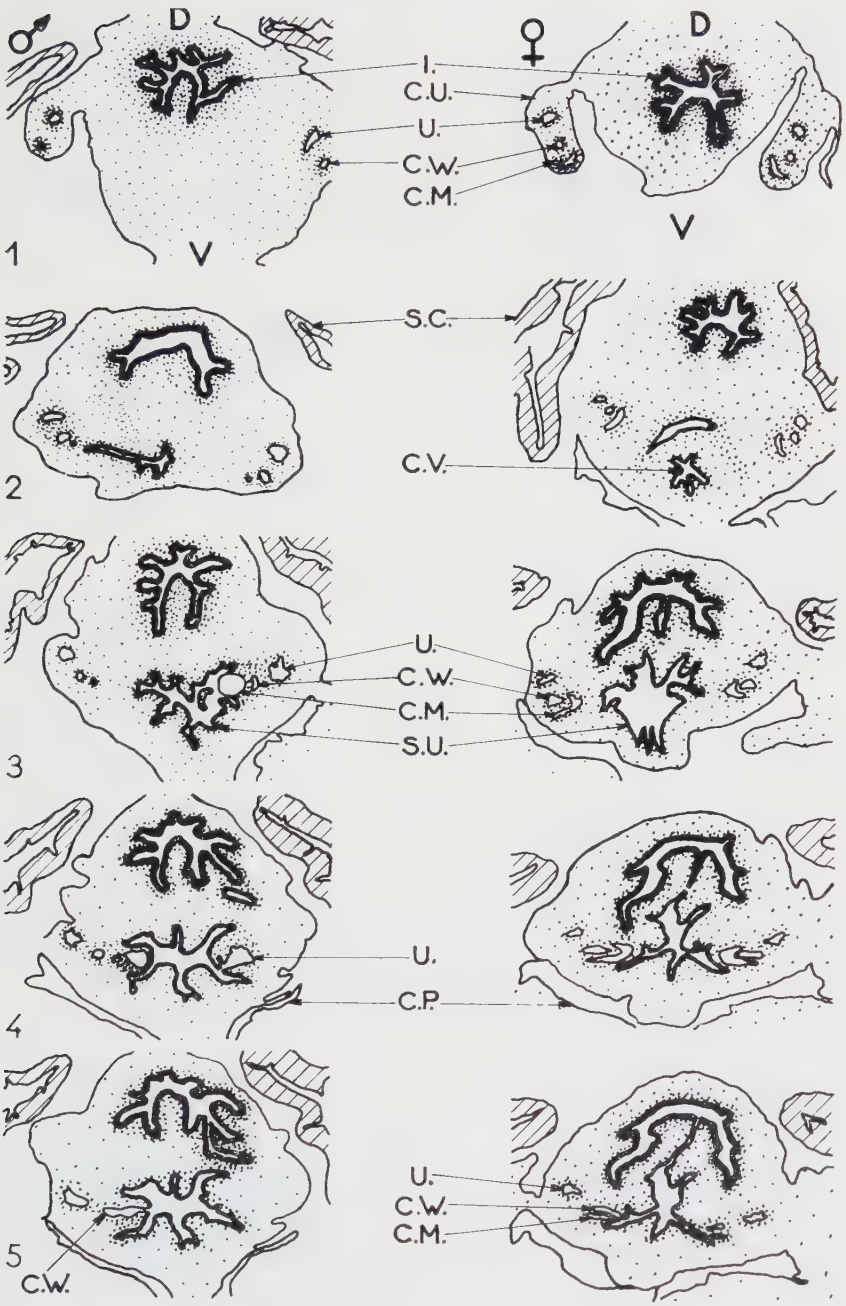
Schéma général de la morphologie du système urogénital d'une Tortue témoin, permettant de repérer le niveau des coupes transversales faites dans la partie cloacale du tractus urogénital.

CM : canal de Müller ; CV : canal de la vessie ; Go : gonade ; I : intestin ; M : mésonéphros ; OC : ouverture cloacale ; OS : ostium ; Re : rein ; SC : sac cloacal.

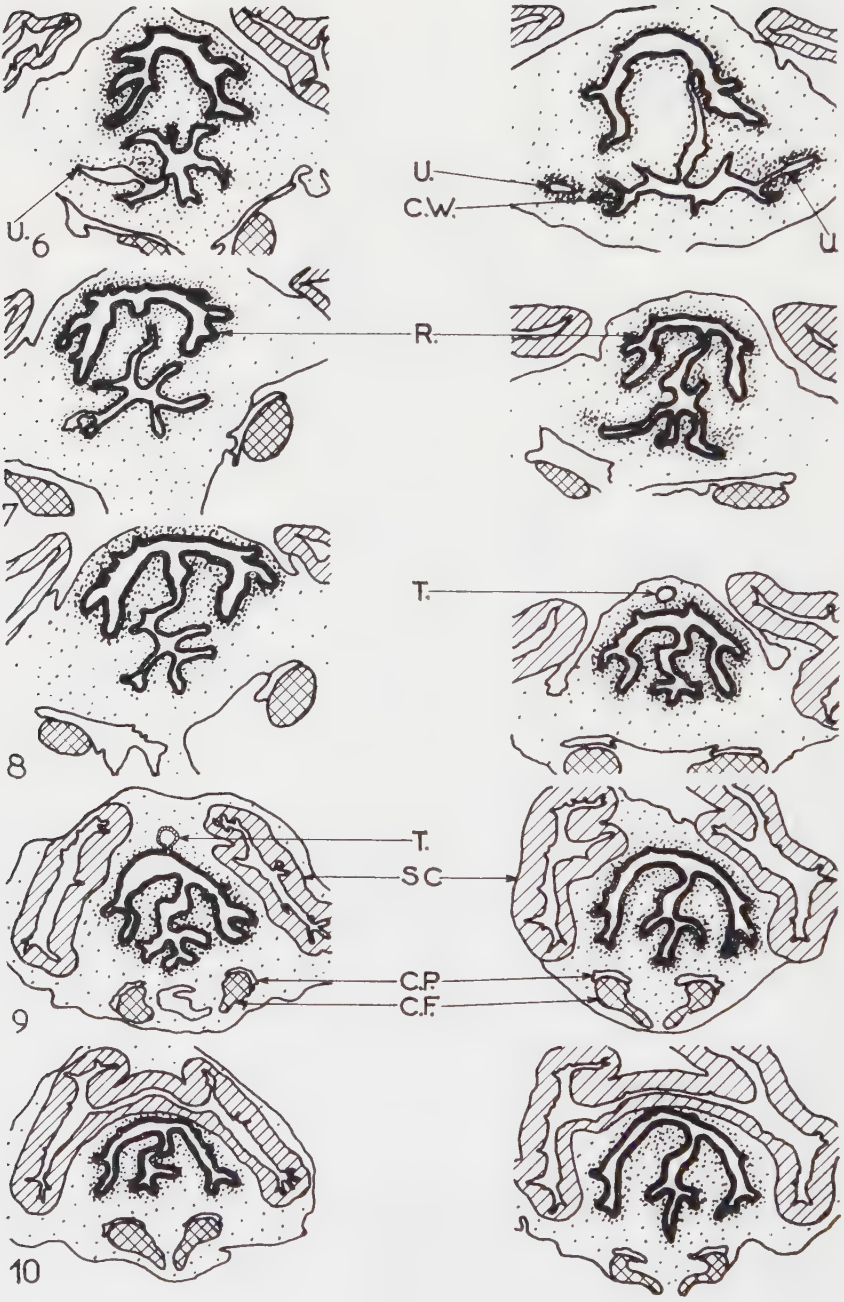
PLANCHES II, III, IV, V, VI

Coupes transversales faites à différents niveaux du cloaque de Tortues témoins mâle et femelle.

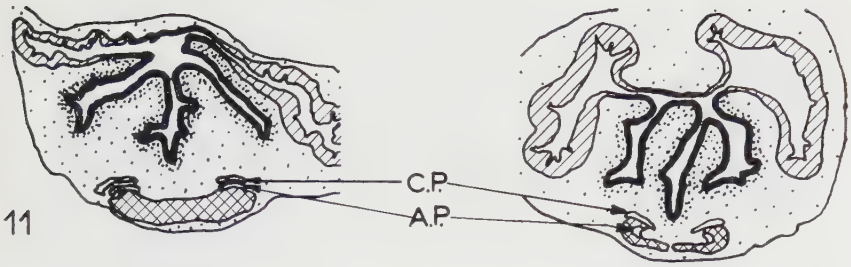
AP : artère péritonéale ; CC : cavité cloacale ; CF : corps fibreux ; CM : canal de Müller ; CP : canal péritonéal ; CS : corps spongieux ; CU : cordon urogénital ; CV : canal de la vessie ; CW : canal de Wolff ; G : gland ; GU : gouttière urogénitale ; I : intestin ; L : ligament basal ; LE : lobe externe ; LI : lobe interne ; OC : ouverture cloacale ; P : pénis ; PP : papille du pénis ; R : rectum ; RP : repli préputial ; SC : sac cloacal ; T : formation tubulaire ; U : uretère. Gr. : × 28,75.



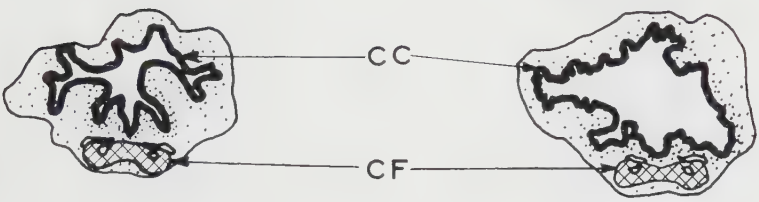
Pl. II.



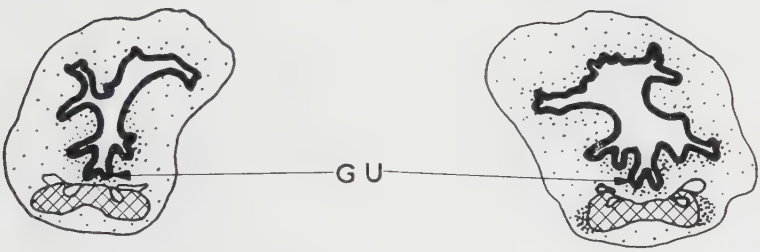
Pl. III.



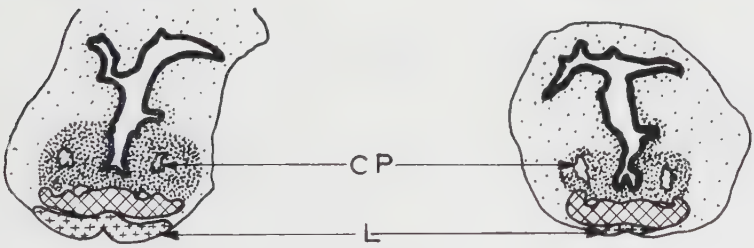
11



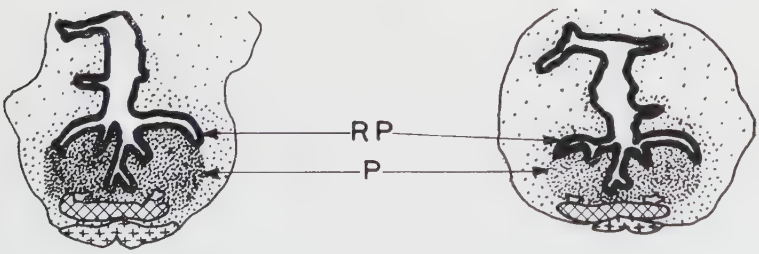
12



13



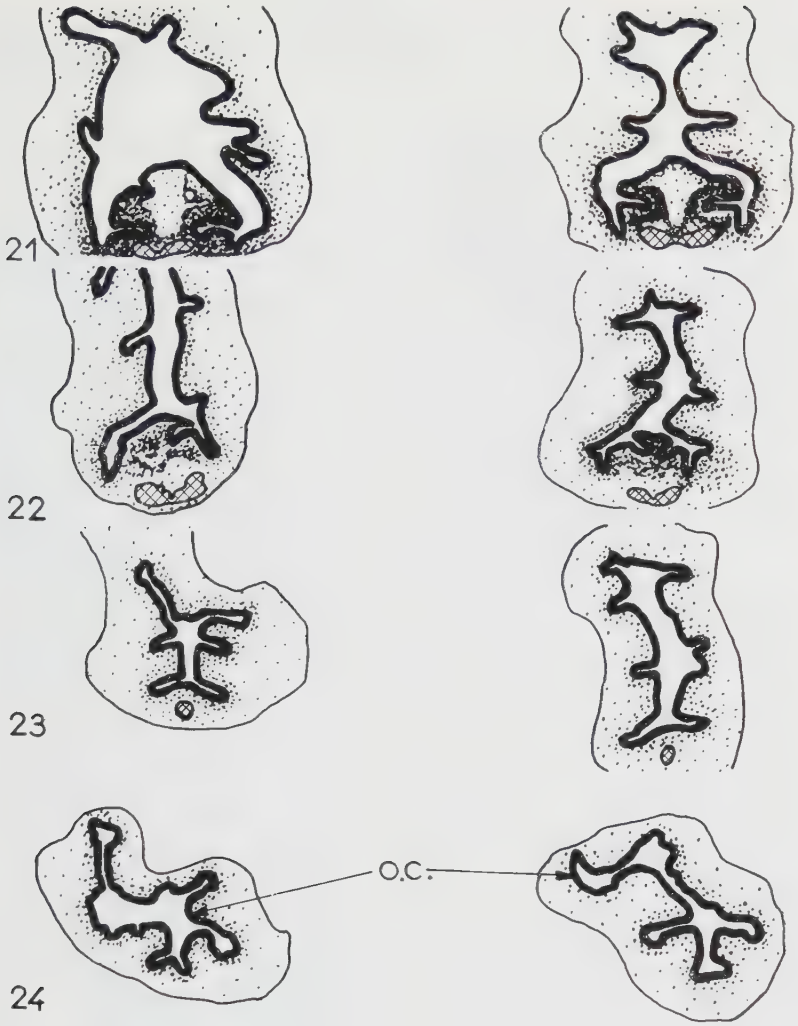
14



15

Pl. IV.

Pl. V.



Pl. VI.

rejoindre la cavité cloacale commune (Pl. III, 7 et 8). En même temps le sac urodéal se rétrécit ; il finit par se réduire à 4 ou 5 digitations, qui très rapidement se transforment en une simple gouttière urogénitale (Pl. III, 9).

Le sac urodéal est tapissé d'un épithélium stratifié, comprenant 2 à 3 assises de cellules. La couche la plus interne, c'est-à-dire celle qui est directement en contact avec la cavité, présente des cellules cubiques à noyau basal et à pôle légèrement muqueux. Les autres assises sont formées de cellules cubiques à noyau central. Vers la partie postérieure de l'urodéum, là où il commence à se rétrécir, l'épithélium muqueux devient

plus élevé ; il présente à la fois des cellules mucipares et des cellules ciliées ; ces dernières possèdent des cils courts, tous de même longueur, formant des plateaux ciliés. En dessous de l'épithélium se trouve un conjonctif plus ou moins lâche.

Les canaux urogénitaux.

Au niveau où débute le sac urodéal les conduits urogénitaux pénètrent latéralement dans la paroi cloacale. Au début leur disposition demeure la même que dans le cordon urogénital ; puis en se rapprochant de l'urodéum ils changent d'orientation.

Le *canal de Müller* se dirige vers le plan sagittal et pénètre le premier dans la papille ; sa position devient médiane par rapport au canal de Wolff, qui suit le mouvement, ainsi que l'uretère, qui occupe la position la plus externe.

Chez les jeunes animaux la lumière du canal de Müller se dilate considérablement au sommet de la papille. L'épithélium qui la tapisse est très bas et semble étiré ; ce canal ne s'ouvre pas dans l'urodéum ; il vient buter contre la paroi supérieure du sommet de la papille ; son extrémité est aveugle (fig. 72).

Chez les individus dont le canal de Müller a déjà commencé à régresser, celui-ci se termine en cul-de-sac déjà avant de pénétrer dans la papille. Dans ce cas on n'observe pas de dilatation.

Le *canal de Wolff* est accolé au canal de Müller ; son épithélium est un peu plus épais qu'au niveau du cordon ; il comporte une assise cellulaire supplémentaire ; en arrière de l'extrémité aveugle du canal de Müller, le canal de Wolff avance vers le sommet de la papille et débouche dans le sac urodéal par un petit orifice, à la pointe même de la papille.

L'*uretère* débouche un peu en arrière du canal de Wolff, par une ouverture nettement plus importante ; l'épithélium, comme dans le cas du canal de Wolff, comporte une assise supplémentaire.

Témoin femelle

Le sac urodéal est nettement plus étroit et moins étendu que chez le mâle. Il s'élargit seulement au niveau où débouche le canal de la vessie (Pl. II, 3). Partout ailleurs, il forme de simples digitations très étroites, entourant les papilles urogénitales. Celles-ci sont moins saillantes que chez le mâle, ce qui doit être dû au fait que l'urodéum est plus réduit (Pl. II, 4). La communication avec la cavité cloacale s'établit beaucoup plus tôt que chez le mâle ; la soudure des plis longitudinaux formant le septum urorectal, ne s'étend que sur une très courte distance. Elle n'existe déjà plus au niveau des papilles, alors que chez le mâle le septum se prolonge nettement jusqu'en arrière des deux papilles là où le sac urodéal commence à se rétrécir (Pl. II, 5 et Pl. III, 6).

Quant à la structure histologique, elle est à peu de choses près identique à celle du sac urodéal mâle. On observe un épithélium stratifié formé de deux à trois assises de cellules. La couche cylindrique devient plus

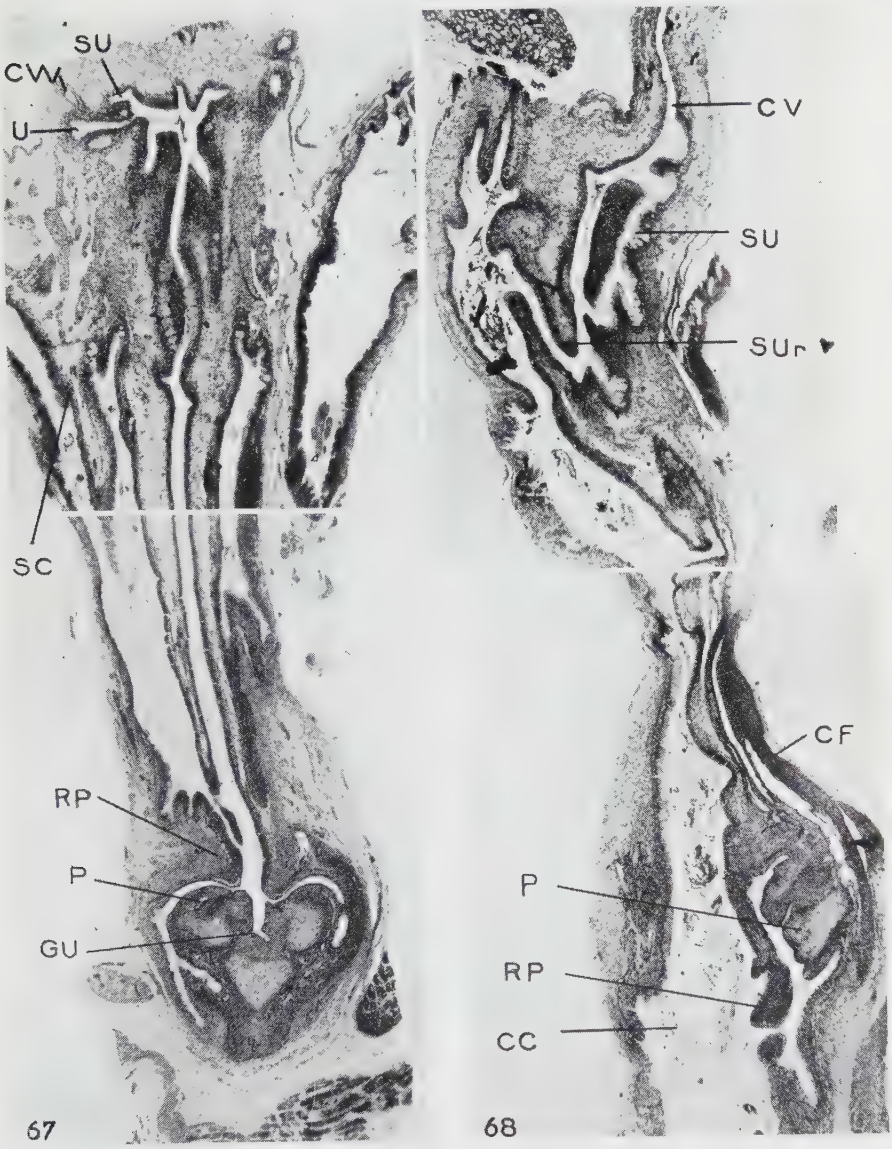


Fig. 67. — Coupe frontale de la région cloacale d'une Tortue témoin.

Fig. 68. — Coupe sagittale de la région cloacale d'une Tortue témoin.

CC : cavité cloacale ; CF : corps fibreux ; CV : canal de la vessie ; CW : canal de Wolff ; GU : gouttière urogénitale ; P : pénis ; RP : repli préputial ; SC : sac cloacal ; SU : sac urodéal ; SUr : septum urorectal ; U : uretère. Gr. : × 28,75.

élevée au niveau où s'établit la communication avec la cavité cloacale ; les pôles muqueux y sont plus importants et certaines cellules présentent des cils très courts accolés les uns aux autres formant des petits plateaux. Vers l'extrémité caudale de l'urodéum les cellules ciliées deviennent de plus en plus abondantes. Les parois du sac urodéal renferment un tissu conjonctif lâche.

Les canaux urogénitaux.

Ils présentent la même disposition que chez le mâle.

Le *canal de Müller* conserve la forme en croissant jusque dans la papille urogénitale où il se dilate ; son épithélium a subi un étirement, car il n'est plus plissé et les cellules épithéliales ne sont plus du tout serrées les unes contre les autres, comme elles l'étaient dans le cordon ; elles ont une forme cubique et possèdent un gros noyau central. On n'observe pas de pôles muqueux, ni de ciliature. Chez les jeunes animaux que j'ai étudiés, le canal de Müller ne s'ouvre pas encore dans le sac urodéal ; il se termine en cul-de-sac au sommet de la papille.

Le *canal de Wolff* s'accole à la paroi du canal de Müller et se loge dans la concavité de ce dernier. Chez certaines femelles il est encore bien développé dans la papille urogénitale ; son épithélium est mucipare et présente 3 assises de cellules. Dans ce cas il pénètre jusqu'au sommet de la papille où il s'ouvre dans l'urodéum par un minuscule orifice. Chez la plupart des femelles étudiées, le canal de Wolff se termine par une extrémité aveugle au même niveau que le canal de Müller ; la lumière se réduit de plus en plus dans la papille, l'épithélium ne comporte que 2 assises de cellules.

L'*uretère* se comporte de la même façon que chez le mâle. Son épithélium s'épaissit légèrement ; il se déverse dans le sac urodéal un peu en dessous du canal de Wolff.

Action des œstrogènes chez la femelle

a) *A la suite d'un traitement à l'œstradiol* les parois cloacales sont extrêmement hypertrophiées. La lumière du sac urodéal, certainement dilatée par rapport à celle des témoins, paraît cependant de taille réduite par rapport à l'épaississement considérable de ses parois ; en effet, les plis qui se forment à partir de la paroi sont tellement développés, qu'ils ont tendance à obstruer la cavité. Les papilles urogénitales sont très larges, mais peu saillantes. Le sac urodéal communique avec la cavité cloacale générale sur toute sa longueur par une ouverture très large. Les deux plis longitudinaux qui séparent l'urodéum du rectum ne se rapprochent pas beaucoup ; ils se soudent au niveau de l'extrémité caudale du sac urodéal, ce qui est exactement l'inverse de ce qui se produit chez les témoins. Seule la structure de l'épithélium qui tapisse l'urodéum, n'a pas été modifiée par le traitement (fig. 69).

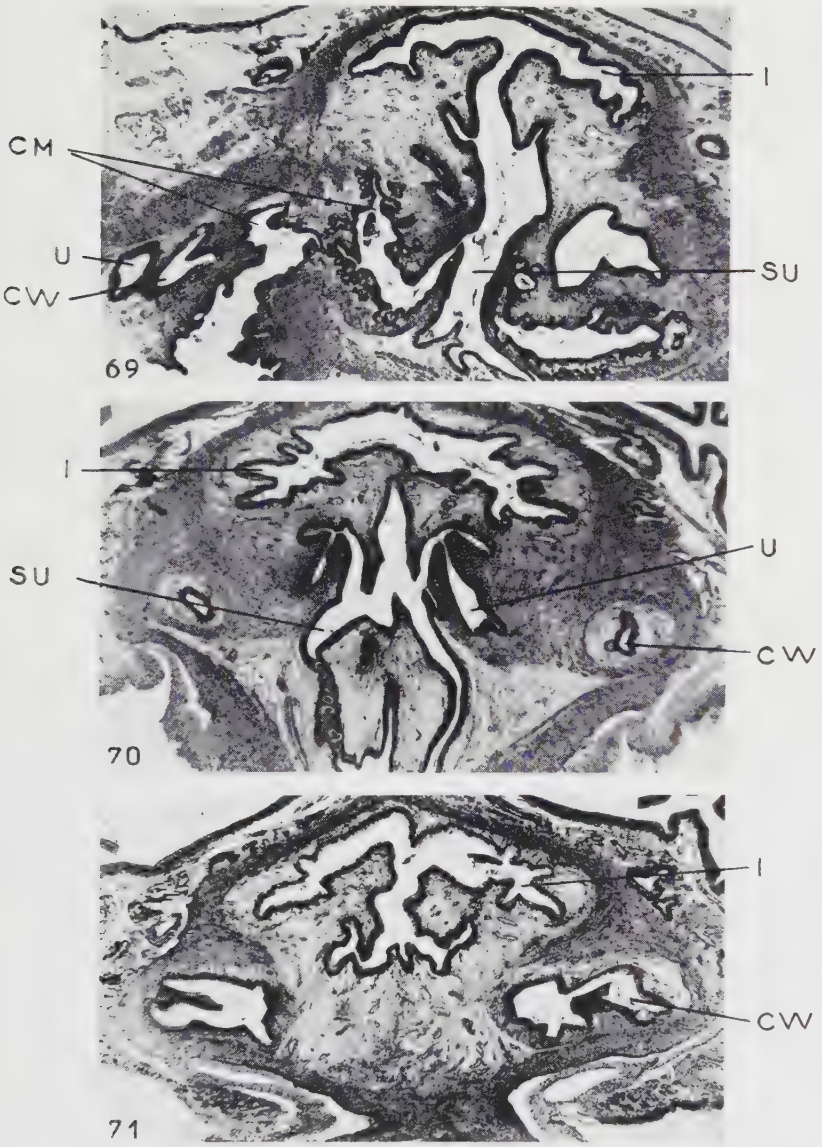


Fig. 69. — Coupe transversale du sac urodéal d'une femelle traitée à l'œstradiol ; cet urodéum communique largement avec la cavité cloacale ; débouché du canal de Müller au sommet de la papille gauche.

Fig. 70. — Coupe transversale de la partie craniale du sac urodéal d'un mâle traité à l'œstradiol ; débouchés des uretères ; canaux de Wolff occupant une position très latérale dans la paroi.

Fig. 71. — Coupe transversale de l'extrémité caudale du sac urodéal du mâle traité à l'œstradiol ; canaux de Wolff s'ouvrant dans une ramification de l'uretère.

CM : canal de Müller ; CV : canal de la vessie ; CW : canal de Wolff ; I : intestin ; SU : sac urodéal ; U : uretère. Gr. : × 28,75.

Le *canal de Müller* est toujours aussi dilaté que dans le cordon urogénital. Son épithélium conserve la même structure, les invaginations tubulaires deviennent cependant plus rares au fur et à mesure que le canal de Müller pénètre dans la papille. L'extrémité de ce canal s'ouvre largement dans le sac urodéal au sommet de la papille.

Le *canal de Wolff* et l'*uretère* sont dilatés mais leur épithélium ne se différencie pas plus que dans le cordon urogénital. Etant donné que le canal de Müller occupe à lui seul toute la papille urogénitale, l'uretère et le canal de Wolff cheminent d'abord en arrière, puis en dessous de l'oviducte sans pouvoir avancer jusqu'au sommet de la papille. Ils s'enfoncent parallèlement dans la paroi cloacale et communiquent entre eux avant de se terminer en cul-de-sac.

b) *Le sac urodéal des femelles traitées au diéthyl-stilbœstrol* présente un tout autre aspect. Les parois sont épaissies et forment de nombreux plis. Les papilles urogénitales sont extrêmement hypertrophiées ; elles forment deux énormes vésicules, qui envahissent par moments toute la cavité de l'urodéum. Ceci est dû à l'importante dilatation du *canal de Müller* au sommet de la papille, où l'épithélium cylindrique cilié, qui en tapissait la lumière dans la partie craniale de l'urodéum, fait place à un épithélium bas, non différencié, formé de petites cellules à noyau arrondi. Bien que la paroi de la papille s'amincisse beaucoup à son extrémité (il ne subsiste plus que 2 assises de cellules aplaties, par endroits), le canal de Müller ne s'ouvre pas dans le sac urodéal.

Le *canal de Wolff* également dilaté, s'accole à la paroi latérale de l'oviducte. Son épithélium formé de 2 assises de cellules cubiques, semble avoir subi un léger étirement. Au fur et à mesure que le canal s'avance dans la papille sa lumière se réduit ; il s'ouvre dans l'urodéum par un petit orifice, situé à côté ou sur le bord même de l'embouchure de l'*uretère*. Ce dernier présente un épithélium plus élevé que le canal de Wolff ; il ne comporte que 2 assises de cellules, mais celle qui tapisse la lumière, présente d'importants pôles muqueux. L'uretère s'ouvre dans le sac urodéal par une large fente, située à la face dorsale de la papille.

L'urodéum reste toujours séparé de la cavité cloacale commune au moins jusqu'au niveau des papilles urogénitales.

Action des œstrogènes chez le male

a) *Sous l'action de l'œstradiol*, les parois se sont épaissies dans les mêmes proportions que chez la femelle. Ce n'est que dans le cas, où le canal de Müller est déjà régressé, que l'aspect général du sac urodéal diffère un peu ; en effet, la communication avec la cavité cloacale ne s'établit alors qu'au niveau de l'extrémité caudale de l'urodéum. D'autre part, l'uretère présente plusieurs ramifications, dont l'une débouche dans le sac urodéal à l'extrémité de la papille (fig. 70) ; une autre s'enfonce dans la paroi cloacale où elle reçoit le canal de Wolff ; son extrémité caudale

se termine en cul-de-sac dans la paroi cloacale ventrale, caudalement au sac urodéal. Le canal de Wolff ne pénètre pas du tout dans la papille urogénitale ; il conserve une position latérale sur toute la longueur de l'urodéum. Il pénètre très profondément dans la paroi cloacale ventrale, pour s'ouvrir en arrière du sac urodéal dans une ramification de l'uretère. Son épithélium muqueux forme parfois des cryptes renfermant une boule de mucus qui se déverse dans la lumière du canal (fig. 71).

b) *Le sac urodéal mâle a réagi à l'action du stilbœstrol* exactement de la même façon que le sac urodéal femelle.

L'œstradiol exerce au niveau du sac urodéal une action féminisante beaucoup plus nette que le stilbœstrol. Alors qu'à la suite d'un traitement à l'œstradiol, l'extrémité caudale du canal de Müller se différencie et s'ouvre largement dans l'urodéum comme cela se produit chez une Tortue femelle mature, elle se dilate seulement en se terminant en cul-de-sac au sommet de la papille urogénitale à la suite d'un traitement au stilbœstrol.

Action des androgènes chez la femelle

On observe un épaississement général de l'ensemble des tissus appartenant au sac urodéal. Cette hypertrophie est plus importante à la suite d'un traitement au dipropionate d'androstènediol qu'au propionate de testostérone.

Les papilles urogénitales sont fortement hypertrophiées, par suite d'une dilatation considérable de l'extrémité des canaux de Müller. Elles forment des protubérances très saillantes, plus ou moins sphériques, présentant un aspect vésiculeux ; ceci est dû au fait que la paroi de l'extrémité dilatée du canal de Müller se réduit à 2 assises de cellules aplaties (fig. 74).

La communication avec la cavité cloacale générale s'établit très souvent au niveau de la papille urogénitale ; dans quelques cas seulement, le septum urorectal avance jusqu'à l'extrémité postérieure du sac urodéal, l'isolant ainsi presque sur toute sa longueur de la partie rectale de l'intestin.

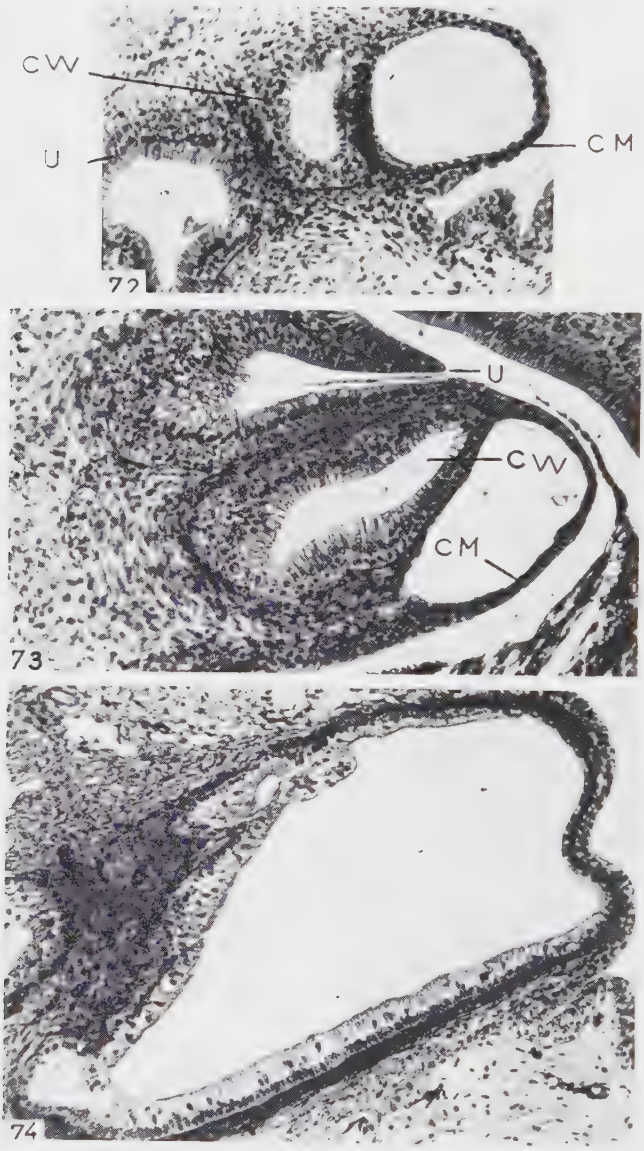
L'épithélium stratifié qui tapisse l'urodéum a conservé sa structure initiale.

Quant aux conduits urogénitaux, ils ont fortement réagi au traitement hormonal, au point de modifier totalement leur disposition. L'uretère en pénétrant dans la paroi de l'urodéum se glisse au-dessous et en avant du canal de Müller ; il finit ainsi par occuper une position centrale par rapport à ce dernier.

Sur une coupe transversale faite au niveau du sac urodéal on observe du centre vers la périphérie la succession suivante : uretère, canal de Müller, canal de Wolff.

L'*uretère* est le premier à pénétrer dans la papille urogénitale. Il ne s'avance pas jusqu'à son extrémité, mais débouche très tôt dans l'uro-

déum par un orifice assez étroit, situé à la partie supérieure de la papille. Sa lumière n'est guère dilatée par rapport à celle des témoins, mais



Coupes transversales faites au niveau de la papille urogénitale.

Fig. 72. — Chez un mâle témoin.

Fig. 73. — Chez un mâle traité aux androgènes.

Fig. 74. — Chez une femelle traitée aux androgènes.
CM : canal de Müller ; CW : canal de Wolff ; U : uretère. Gr. : × 192.

l'épithélium qui la tapisse comporte une assise supplémentaire ; l'assise la plus centrale est muqueuse.

Le *canal de Müller* conserve la même structure que dans le cordon urogénital avant de pénétrer dans la papille, dans laquelle il se dilate considérablement. Lorsque l'uretère a débouché dans le sinus, le canal de Müller occupe toute la papille (fig. 74). Son épithélium est élevé et fortement cilié ; on y observe deux sortes de cellules : des cellules à pôles muqueux et des cellules ciliées. Des groupes de cellules mucipares forment de temps en temps une crypte glandulaire. En dessous de l'épithélium il existe une couche basale très dense, formée de cellules à noyaux irréguliers très colorés. Au sommet de la papille, l'épithélium a subi un étirement par suite de la dilatation extrême de la lumière du canal de Müller ; par endroits l'oviducte n'est séparé de l'urodéum que par une ou deux assises de cellules aplaties. C'est ce qui donne à l'extrémité de la papille un aspect vésiculeux. Dans un seul cas le canal de Müller s'est ouvert dans le sac urodéal ; partout ailleurs il se termine encore en cul-de-sac. Mais on peut prévoir qu'un traitement un peu plus prolongé aurait provoqué l'ouverture de la plupart des canaux de Müller.

Le *canal de Wolff* pénètre dans la papille avec le canal de Müller, logé dans la concavité de ce dernier. Son épithélium, fortement épaissi, comporte 3 à 4 assises de cellules dont les plus internes sont fortement mucipares. Les sécrétions de mucus s'agglomèrent parfois en boules remplissant la lumière du canal. Celle-ci se rétrécit au fur et à mesure que le canal de Wolff avance dans la papille, si bien qu'elle devient virtuelle à son extrémité. Dans les rares cas, où le canal de Wolff s'ouvre dans l'urodéum, il y débouche par un orifice minuscule.

Action des androgènes chez le male

La lumière du sac urodéal ainsi que l'épithélium qui le tapisse n'ont guère été modifiés. Le septum urorectal se prolonge davantage vers l'arrière ; en effet, les deux plis formant le septum urorectal restent complètement soudés jusqu'à l'extrémité postérieure de l'urodéum. La communication avec la cavité cloacale ne s'établit que nettement en arrière du sac urodéal.

En ce qui concerne les conduits urogénitaux aboutissant au sac urodéal, ils ont subi les modifications suivantes :

Le *canal de Müller :* sous l'action de la *testostérone* il se dilate légèrement au sommet de la papille ; son épithélium plus élevé que chez le témoin, présente des cellules à pôles muqueux et quelques cellules ciliées. A la suite d'un traitement au *sténandiol* la dilatation est beaucoup plus importante et la différenciation de l'épithélium plus poussée ; celui-ci est fortement cilié et comporte par endroits 2 à 3 assises de cellules. Au sommet de la papille, l'épithélium est plus bas, ce qui peut être dû à un étirement plus prononcé à ce niveau (fig. 73). L'hypertrophie du

canal de Müller entraîne un développement plus important de la papille, qui forme une protubérance saillante. Dans aucun cas le canal de Müller ne s'ouvre dans l'urodéum ; il se termine au sommet de la papille par une extrémité aveugle.

L'épithélium du *canal de Wolff* est très épais ; il peut présenter jusqu'à 5 assises de cellules, la plus centrale étant nettement mucipare. Parfois les cellules muqueuses forment des cryptes, renfermant des boules de mucus. La lumière du canal de Wolff se réduit au fur et à mesure qu'il avance dans la papille urogénitale. Suivant que cette réduction est plus ou moins poussée, le canal de Wolff, ou bien ne s'ouvre pas dans l'urodéum, ou bien y débouche par un orifice minuscule, presque virtuel, ou bien s'y déverse par une petite ouverture, bien visible, au sommet de la papille, en arrière du canal de Müller.

L'*uretère* débouche dans le sac urodéal par une ouverture très large, située au même niveau ou un peu en arrière de l'orifice du canal de Wolff. Son épithélium est fortement épaissi et mucipare. On observe de nombreuses cryptes au centre desquelles le mucus se rassemble en boule. Son activité sécrétrice semble importante.

Comme dans le cordon, l'action hormonale se traduit là encore par un épaississement général des tissus, mais la différenciation de l'épithélium des conduits urogénitaux est beaucoup plus importante, et par ailleurs on assiste à une dilatation de l'extrémité du canal de Müller.

On retrouve au niveau du sac urodéal l'action paradoxale que les androgènes exercent sur le canal de Müller.

Action des hormones gonadotropes chez la femelle

Le sac urodéal n'est pas dilaté, mais ses parois ont subi un épaississement considérable ; ainsi elles forment de nombreux plis pénétrant plus ou moins profondément dans la cavité.

Les papilles urogénitales sont peu saillantes. Pourtant le *canal de Müller* s'y dilate ; sa lumière est tapissée d'un épithélium bas, cubique, non différencié. Il se termine en cul-de-sac au sommet de la papille.

Le *canal de Wolff et l'uretère* présentent un épithélium plus épais que chez les témoins : il est formé de 4 assises de cellules. Ces deux canaux se réunissent à leur extrémité et se terminent en cul-de-sac dans la paroi cloacale ventrale en arrière de l'urodéum comme cela se produit chez les animaux traités à l'œstradiol.

Action des hormones gonadotropes chez le male

Les papilles urogénitales ne sont hypertrophiées que si le canal de Müller n'est pas encore régressé ; dans les autres cas, elles sont petites, mais très saillantes. Le septum urorectal se prolonge jusqu'à l'extrémité postérieure de l'urodéum.

Le *canal de Müller* se dilate au sommet de la papille, où son épithélium s'étire et s'aplatit. Il s'y termine par une extrémité aveugle.

Le *canal de Wolff* n'est pas dilaté ; ainsi il arrive souvent que l'épithélium comportant une ou deux assises de cellules supplémentaires, obstrue la lumière qui n'était déjà pas très large. Dans ce cas, le canal de Wolff ne présente pas d'ouverture à la surface de la papille. Si la lumière n'est pas trop réduite, il débouche dans le sac urodéal par un tout petit orifice au sommet de la papille.

L'*uretère* n'a pas changé de structure ; il s'ouvre largement dans l'urodéum à l'extrémité de la papille à côté du canal de Wolff.

Action des hormones gonadotropes + hormones sexuelles

a) Chez les jeunes Tortues mâles et femelles, auxquelles on a injecté à la fois de la *gonadotrophine et une hormone mâle*, le sac urodéal a réagi exactement de la même façon qu'à un traitement aux androgènes.

b) Dans le cas d'un traitement combiné *gonadotrophine + œstrogène*, la paroi du sac urodéal d'une part, et celle de l'oviducte d'autre part, se sont tellement épaissies qu'elles ont fini par se souder ; ainsi on ne distingue même plus de cordon urogénital. Les transformations que l'on observe au niveau du sac urodéal sont analogues à celles, induites par un traitement aux œstrogènes, mais l'hypertrophie générale est plus importante car les deux effets s'ajoutent (fig. 75 et 76).

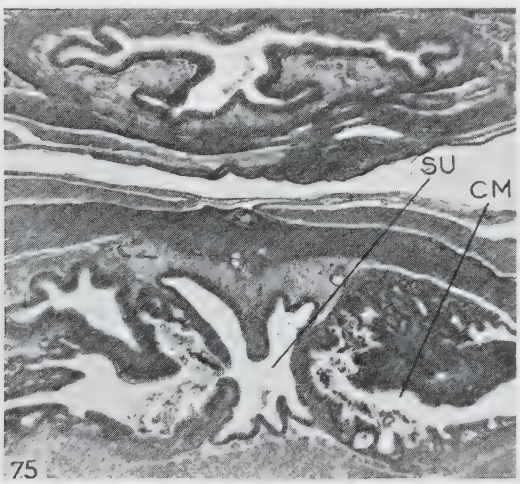


Fig. 75. — Coupe transversale de la partie caudale du sac urodéal (SU) d'une femelle traitée à l'œstradiol + gonadotrophine sérique ; CM : canal de Müller; Gr. : × 28,75.

Fig. 76. — Détail des formations glandulaires du canal de Müller au niveau où il s'ouvre dans le sac urodéal ; produits de sécrétion élaborés et déversés dans la lumière du canal ; Gr. : × 192.

II. — LES FORMATIONS CLOACALES

Témoins males

a) *Vue d'ensemble* (fig. 67 et 68). — Au niveau où se termine le sac urodéal, on observe chez certains animaux mâles et femelles, dans la paroi dorsale du cloaque, directement en dessous de l'épithélium intestinal, une formation tubulaire. Ce tube est court et se termine en cul-de-sac aux deux extrémités. Dans un cas, il semble présenter une communication avec l'intestin ; en effet un petit diverticule secondaire pénètre dans l'épithélium intestinal (Pl. III, 9 et 10).

Dans la paroi cloacale ventrale on observe l'extrémité antérieure du tissu fibreux, qui est une formation paire, apparaissant sous la forme de deux cordons latéro-ventraux. A leur face dorsale on distingue les canaux péritonéaux et les artères péniales (Pl. III, 9).

L'urodéum se continue caudalement par une gouttière bifide, enfoncée dans la paroi cloacale ventrale ; cette gouttière communique directement avec la cavité cloacale.

A ce niveau les sacs cloacaux sont encore indépendants ; ils occupent une position latéro-dorsale.

Un peu plus caudalement les sacs cloacaux se rapprochent et se réunissent au milieu de la paroi cloacale dorsale, peu après ils s'ouvrent largement dans la cavité cloacale commune. Le tissu fibreux se présente à ce niveau sous la forme de deux lames légèrement concaves dorsalement ; ces deux lames se rapprochent par leurs bords médians et finissent par se souder. Les canaux péritonéaux conservent leur position dorsale par rapport au tissu fibreux (Pl. III, 10 et IV, 11).

La paroi cloacale ventrale présente plusieurs plis longitudinaux : deux plis médians (de part et d'autre de la gouttière urogénitale) et deux plis latéraux, dont chacun possède un nombre variable de petits plis secondaires (Pl. IV, 12).

Peu à peu la cavité cloacale se rétrécit (Pl. IV, 13). Ses plis deviennent irréguliers jusqu'au moment où se forme à partir de la paroi cloacale ventrale un organe bilobé, qui est l'ébauche du pénis. La gouttière urogénitale, en forme de Y renversé, divise l'organe copulateur en deux lobes bien distincts ; chez ces jeunes animaux on arrive tout au plus à observer une subdivision de ces lobes en deux. Au sommet du pénis là où débouche la gouttière urogénitale, une sorte de papille fait saillie de part et d'autre de celle-ci. Cette ébauche du pénis se termine par un gland trilobé. Deux plis longitudinaux, formés à partir des parois latérales du cloaque, s'avancent vers le milieu de la cavité, entourant le pénis et formant ainsi une sorte de prépuce en avant de ce dernier. L'organe copulateur est attaché à la paroi cloacale ventrale par un ligament basal qui s'insère sur la face ventrale du tissu fibreux ; celui-ci forme une lame unique,

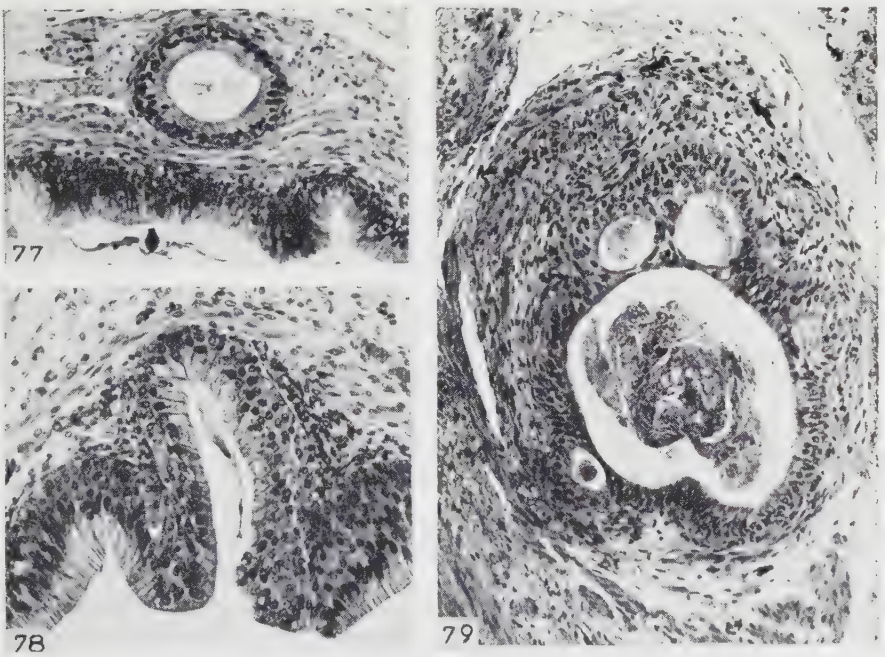
concave dorsalement. Les artères péniales sont visibles à sa face dorsale ; les canaux péritonéaux pénètrent au centre des lobes du pénis et s'y terminent par une extrémité aveugle (Pl. IV, 14 et 15 ; Pl. V, 16, 17, 18, 19 et 20 ; Pl. VI, 21).

L'ouverture cloacale externe est irrégulièrement plissée (Pl. VI, 24).

b) *Histologie des diverses formations.* — D'une façon générale, la cavité cloacale commune est tapissée d'un épithélium stratifié, formé de 2 à 3 assises de cellules. L'assise la plus centrale présente des cellules cylindriques à noyau basal et pôle muqueux.

La formation tubulaire.

Elle présente une section circulaire ; la lumière renferme parfois des amas de mucus, elle est tapissée d'un épithélium stratifié comprenant deux assises de cellules : une assise basale formée de petites cellules cubi-



Coupes transversales de la formation tubulaire.

Fig. 77. — Formation tubulaire d'une Tortue témoin.

Fig. 78. — Formation tubulaire communiquant avec la cavité cloacale chez un animal traité aux androgènes.

Fig. 79. — Formation tubulaire d'un animal traité à l'œstradiol + gonadotrophine sérique ; apparition de plusieurs diverticules secondaires ; produits de sécrétion dans la lumière du tube. Gr. : × 192.

ques à noyau central, surmontée d'une assise de cellules cylindriques à noyau basal, gros et arrondi, et à pôle muqueux. L'épithélium est entouré d'une ou de deux assises de cellules conjonctives aplaties. Cette structure est uniforme sur toute la longueur du tube (fig. 77).

Le tissu fibreux.

Il est constitué d'un tissu conjonctif très dense. Les cellules ont des noyaux assez grands de forme irrégulière. Le tissu est moins dense dans les formations cordonnaires antérieures où les cellules ont tendance à se disposer en couches concentriques. Au niveau des lames incurvées dorsalement, les cellules forment des paquets orientés radialement à partir de la région concave. Lorsque le tissu fibreux se présente sous la forme d'une lame unique, l'orientation des cellules devient moins nette, mais le tissu très dense. Vers son extrémité caudale le corps fibreux s'incurve fortement sur sa face dorsale, puis se termine par une extrémité cordonnaire ; là encore le tissu demeure dense.

Les canaux péritonéaux.

Ce sont des formations paires, sortes d'invaginations en forme d'entonnoir du péritoine, qui s'enfoncent dans la paroi cloacale ventrale de part et d'autre du sac urodéal, là où débouche le canal de la vessie. Ces canaux s'ouvrent largement dans la cavité péritonéale ; à ce niveau leur section présente une lumière à contours irréguliers, tapissée d'un épithélium plat, constitué de cellules très étirées, à noyau allongé. La paroi sous-jacente est formée d'une mince lame de 2 à 3 assises de cellules aplaties.

Les canaux péritonéaux cheminent ensuite le long de la face dorsale du tissu fibreux ; leur lumière se rétrécit et s'aplatit légèrement ; ses contours deviennent plus réguliers, les cellules qui les tapissent sont moins étirées ; elles ont une forme cubique, leur noyau est arrondi.

Quand le tissu fibreux forme une lame unique les canaux se dirigent un peu plus dorsalement ; leur section devient ovale, et leur lumière présente un contour régulier sans plis. L'épithélium plus élevé présente des cellules cubiques à gros noyau arrondi, central.

Au niveau de l'organe copulateur les canaux se prolongent tout en se rétrécissant de part et d'autre de la gouttière urogénitale ; leurs contours deviennent irréguliers par suite du plissement de l'épithélium ; ils pénètrent ainsi dans les lobes du pénis et s'y terminent par une extrémité aveugle.

La gouttière urogénitale.

Elle est généralement bifide ; souvent elle devient simple sur une certaine longueur. Ce n'est que dans le pénis qu'elle prend et conserve sa forme typique en Y. Elle débouche dans la cavité cloacale commune

entre deux papilles à la base du gland du pénis. Cette gouttière est tapissée d'un épithélium stratifié, formé de deux à trois assises cellulaires ; en règle générale, on observe deux assises sur la moitié craniale et trois assises au niveau du pénis. La couche qui se trouve en contact avec la lumière est cylindrique et mucipare.

Les sacs cloacaux.

Suivant qu'ils sont dilatés ou pas, ils présentent un aspect différent, ce qui permet de distinguer deux types :

le type dilaté,
le type plissé.

Dans le premier cas, la lumière est très large et présente des cordons lisses et réguliers. Elle est tapissée d'un épithélium comportant trois assises de cellules, dont la plus centrale est plus élevée car légèrement muqueuse. Une mince lame conjonctive formée de deux couches de cellules aplaties entoure cet ensemble.

Dans le deuxième cas, c'est-à-dire chez le type plissé, la lumière est rétrécie, ses contours sont irréguliers. L'épithélium est fortement plissé, plus élevé et plus épais que dans le cas précédent ; parfois, il présente jusqu'à cinq assises de cellules. Dans un pli, l'espace qui se trouve entre les couches épithéliales, est rempli d'un tissu conjonctif lâche. L'ensemble du sac est recouvert d'une mince gaine de cellules aplaties.

L'ébauche de l'organe copulateur.

Les coupes transversales se prêtent le mieux à son étude histologique.

Sur une section faite au niveau de sa plus grande largeur on observe les structures suivantes (fig. 82 et 86) :

— Le corps fibreux, formant une lame légèrement concave sur sa face dorsale. Par sa face ventrale, il est attaché à la paroi cloacale par un ligament basal. Il est constitué d'un tissu fibreux ; très compact, comprenant essentiellement des éléments mésenchymateux alignés dorso-ventralement.

— Le corps spongieux situé dans la concavité du corps fibreux ; c'est une région à structure lâche, richement vascularisée.

— Le corps du pénis présentant une structure bilatérale de part et d'autre de la gouttière urogénitale : chaque moitié peut comporter un ou deux lobes suivant que l'animal étudié est plus ou moins jeune. On appellera lobes internes ceux qui entourent la gouttière, et lobes externes, ceux qui en sont éloignés. Chez les animaux très jeunes ces lobes renferment un tissu très dense ; seule, la région centrale du lobe externe paraît un peu moins compacte ; elle constitue l'ébauche du

corps caverneux. Quelques rares mélanophores apparaissent sous l'épithélium des lobes externes. Les animaux dont les canaux de Müller sont déjà complètement régressés, présentent un pénis un peu plus développé. La région centrale du lobe externe est nettement plus lâche ; on y observe quelques petites lacunes, ainsi qu'au sommet des lobes internes ; les corps caverneux commencent à se développer. Les mélanophores plus nombreux sont répartis indifféremment dans tous les lobes.

— Les replis préputiaux, renferment aussi quelques mélanophores.

Des coupes transversales faites dans l'extrémité du gland montrent que celui-ci se termine par une formation trilobée. Le tissu du lobe central est moins dense que celui des deux lobes latéraux.

L'ensemble de l'organe copulateur est revêtu d'un épithélium stratifié, formé de 2 à 3 assises de cellules ; celles qui tapissent la cavité cloacale sont légèrement mucipares.

L'*ouverture cloacale externe* présente un épithélium stratifié, kératinisé, en voie de desquamation. Cette structure s'observe à la partie tout à fait terminale du cloaque ; c'est déjà un tégument externe.

Témoins femelles

Chez ces jeunes animaux, encore peu avancés dans leur différenciation sexuelle les formations cloacales sont à peu de choses près analogues à celles des mâles. Seules quelques différences de détails sont à noter :

— très souvent la gouttière urogénitale s'élargit et s'interrompt sur une faible distance au niveau où les deux lames du tissu fibreux se soudent ;

— dans les lobes de l'organe copulateur le corps caverneux est pratiquement inexistant et les mélanophores peu nombreux.

En dehors de ces quelques détails la structure des divers éléments du cloaque est en tout point identique à celle décrite chez le mâle (Pl. II, III, IV, V et VI).

Action des œstrogènes

Les formations cloacales des deux sexes ont réagi d'une façon rigoureusement identique aux œstrogènes. La cavité générale est dilatée, ses parois se sont épaissies, mais de loin pas dans les mêmes proportions que celles de l'urodéum et du cordon urogénital. D'autre part on assiste à une réduction presque totale du tissu fibreux, et une inhibition du développement de l'organe copulateur.

Le *tissu fibreux :* on arrive difficilement à distinguer deux petits rubans qui se réunissent pour former une lame aplatie, constituée d'un tissu peu dense, ne différant guère du tissu des parois conjonctives qui l'entourent ; en effet, les cellules qui le constituent n'ont pas d'orientation définie. Vers la partie caudale les contours du tissu fibreux s'estompent de plus

en plus. Le ligament basal, par contre, a subi une hypertrophie proportionnelle à celle des parois cloacales.

La *gouttière urogénitale* est très irrégulière et varie de forme sur toute sa longueur ; initialement elle présente toujours plusieurs ramifications ; elle est tapissée d'un épithélium stratifié (comprenant 2 à 3 assises de cellules), muqueux et cilié. Ensuite, elle devient parfois bifide sur une courte distance, puis simple ; dans ce dernier cas on n'observe plus de ciliature, mais toujours des pôles muqueux.

A un certain moment, par suite de la dilatation de la cavité cloacale, elle s'élargit et devient pratiquement inexistante. Elle réapparaît dans l'organe copulateur où elle prend la forme caractéristique en Y. Son épithélium demeure toujours muqueux.

Les *canaux péritonéaux* sont en tout point identiques à ceux des témoins.

Les *sacs cloacaux* ne réagissent pas beaucoup au traitement ; parfois leurs parois conjonctives ont tendance à s'épaissir légèrement ; mais ce n'est pas une règle générale.

L'*organe copulateur* n'a pas subi de réduction de taille ; comme chez le témoin il présente un ou deux lobes de part et d'autre de la gouttière urogénitale. Mais il renferme un tissu conjonctif uniforme, et ne possède plus de corps fibreux. Le corps caverneux est très réduit. Les mélanophores s'y retrouvent en même nombre que chez les témoins. L'épithélium stratifié, qui revêt l'ensemble de l'organe copulateur a tendance à s'épaissir et à se kératiniser autour du gland.

D'une façon générale, l'œstradiol exerce sur les voies génitales et le sac urodéal une action nettement plus féminisante que le di-éthyl-stilbœstrol ; cette différence d'action ne se manifeste plus guère au niveau des formations cloacales, où la réduction du tissu fibreux et l'inhibition du développement du pénis sont identiques dans tous les cas.

Action des androgènes chez le male

Cette action se traduit par une hypertrophie marquée de toute la région cloacale. Il s'est produit une dilatation de la cavité cloacale, accompagnée d'un épaississement de ses parois et d'un développement considérable de l'organe copulateur, constituant un tubercule génital, identique à celui d'une Tortue mâle adulte. Dans la plupart des cas, ce tubercule est dévaginé en dehors du cloaque et maintenu en érection permanente (fig. 80 et 81).

Ce qui frappe avant tout, c'est l'hypertrophie extrême du tissu fibreux ainsi que le développement d'un tubercule génital énorme par rapport à la taille des animaux. Mais, pratiquement tous les éléments du cloaque présentent des différences de structure avec ceux des témoins.

La *formation tubulaire* se retrouve dans la paroi cloacale dorsale au niveau où se termine le sac urodéal. Elle diffère de celle des témoins

essentiellement par le fait que son extrémité caudale s'ouvre largement dans le rectum, son extrémité craniale demeure aveugle (fig. 78). Dans un cas particulier, j'ai pu observer au même emplacement, mais plus en avant, au niveau où les canaux urogénitaux se déversent dans l'urodéum, une deuxième formation tubulaire, analogue à la précédente ; elle débouche dans le rectum par son extrémité caudale, en avant elle se termine en cul-de-sac.

D'autre part, l'ensemble du tube a subi un important accroissement de taille. La lumière, dont la section est toujours circulaire, est fortement dilatée et souvent remplie de mucus. Ceci prouve que les cellules muqueuses qui la tapissent présentent une grande activité sécrétrice. L'épithélium

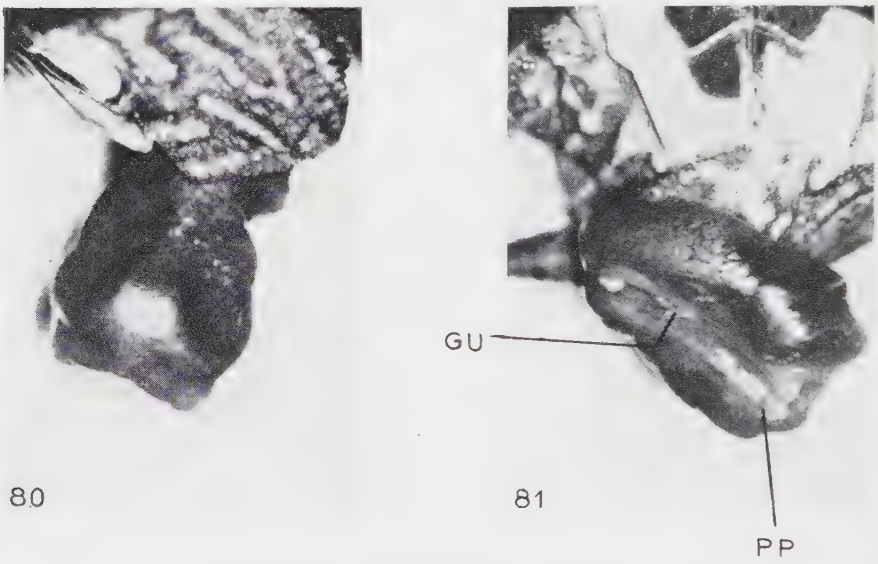


Fig. 80. — Vue macroscopique de la face ventrale du tubercule génital dévaginé chez un mâle traité aux androgènes.

Fig. 81. — Vue macroscopique de la face dorsale de ce même tubercule génital ; GU : gouttière urogénitale ; PP : papille du pénis.

est nettement plus épais que chez le témoin, il comporte trois assises de cellules dont la plus centrale est très élevée.

Sous l'impulsion des hormones mâles cet organe se développe et semble actif.

Le *tissu fibreux* est extrêmement hypertrophié ; il est tellement développé que son volume est disproportionné par rapport à la cavité cloacale, qui, comparée à celle des témoins, est pourtant bien dilatée. Sa section recouvre en moyenne une surface, qui est au moins 15 fois plus grande que chez un animal témoin. Le tissu fibreux forme déjà deux énormes cordons de part et d'autre du canal de la vessie ; leur structure est lacu-

neuse car ils renferment de nombreux vaisseaux sanguins, souvent remplis de sang ; les cellules qui constituent ces cordons n'ont pas d'orientation définie. Peu à peu les cordons s'aplatissent pour former deux lames en forme de Haricot, concaves dorsalement, qui se réunissent bientôt en une lame unique dont les bords se recourbent dans une direction dorsale. Cette lame est d'abord relativement mince ; dans le tubercule génital, où elle constitue le corps fibreux, elle s'épaissit énormément, alors que ses bords accentuent leur courbure (fig. 84).

Quant à sa structure histologique, le corps fibreux est constitué de cellules fibreuses, fortement hypertrophiées ; leur cytoplasme a considérablement augmenté de volume.

Ces cellules forment des paquets de fibres plus ou moins serrées, constituant un tissu très dense. On distingue nettement deux zones :

— l'une, superficielle ou corticale, peu épaisse, très dense, dont les fibres s'orientent en suivant les contours de la lame fibreuse,

— l'autre, centrale ou médullaire, plus lâche, richement vascularisée, dont la plupart des éléments sont alignés dorso-ventralement. Cette dernière zone constitue la partie essentielle du corps fibreux.

Dans la moitié caudale du tubercule génital, dévaginé, le corps fibreux se replie latéro-ventralement vers l'avant ; ainsi sur des coupes transversales on peut observer deux formations fibreuses superposées, présentant un étranglement en leur milieu (fig. 87). Le corps fibreux se termine ensuite par une ou deux formations cordonnaires dans lesquelles des cellules ne présentent plus d'orientation définie.

Au niveau du tubercule génital des mélanophores sont dispersés dans tout le corps fibreux.

Le ligament basal qui rattache le tissu fibreux à la paroi cloacale ventrale est également hypertrophié. C'est une formation paire, dont les deux cordons se soudent par leurs extrémités dorsales en s'insérant au milieu de la face ventrale du corps fibreux.

Les *canaux péritonéaux* se dilatent proportionnellement à l'hypertrophie générale de la région cloacale, mais leur structure n'a guère changé. Ils se terminent toujours dans les lobes du pénis par une extrémité aveugle. Dans un seul cas, ils se dilatent fortement dans le tubercule génital, de part et d'autre de la gouttière urogénitale. Ils ont tendance à percer l'épithélium de revêtement qui devient très mince à la face dorsale du tubercule. L'ouverture ne se fait cependant pas.

La *gouttière urogénitale* : sa forme est très variable. Sa moitié antérieure, peut être bifide, mais très souvent elle est simple, à tige très longue. L'épithélium qui la tapisse, est assez épais ; il comporte 2 à 3 assises de cellules cubiques, surmontées d'une assise cylindrique plus ou moins muqueuse selon le cas. Au niveau du tubercule génital la gouttière s'élargit, sa tige devient alors plus courte. Elle prend la forme caractéristique en Y ou en T. Généralement son épithélium s'amincit, ne présentant plus que 2 assises de petites cellules de forme cubique.

Les *sacs cloacaux :* à l'exception d'une légère dilatation, plus ou moins importante selon les cas, ils n'ont subi aucune modification. Comme chez les animaux témoins, ils peuvent être du type plissé ou dilaté.

L'*organe copulateur* s'est développé en un tubercule génital énorme par rapport à la taille des animaux ; il se dévagine hors de la cavité cloacale et demeure ainsi en état d'érection permanente. Il est donc facile d'en étudier la morphologie externe. Le pénis dévaginé a plus ou moins la forme d'une outre, aplatie sur sa face dorsale et présentant à sa base un épais bourrelet semi-circulaire. La gouttière urogénitale forme un sillon médian, assez profond, sur toute la longueur de la face dorsale du tubercule génital ; elle débouche à l'extrémité du gland entre deux papilles. Sur la face ventrale du pénis en érection, on observe souvent vers l'extrémité caudale une sorte de boursouflure ; si elle est bien prononcée, elle forme une crête médiane, s'élargissant dans sa partie distale. Tout l'organe présente une pigmentation noire très intense ; seules les deux papilles, qui entourent l'extrémité de la gouttière, forment deux pointes blanchâtres (fig. 80 et 81).

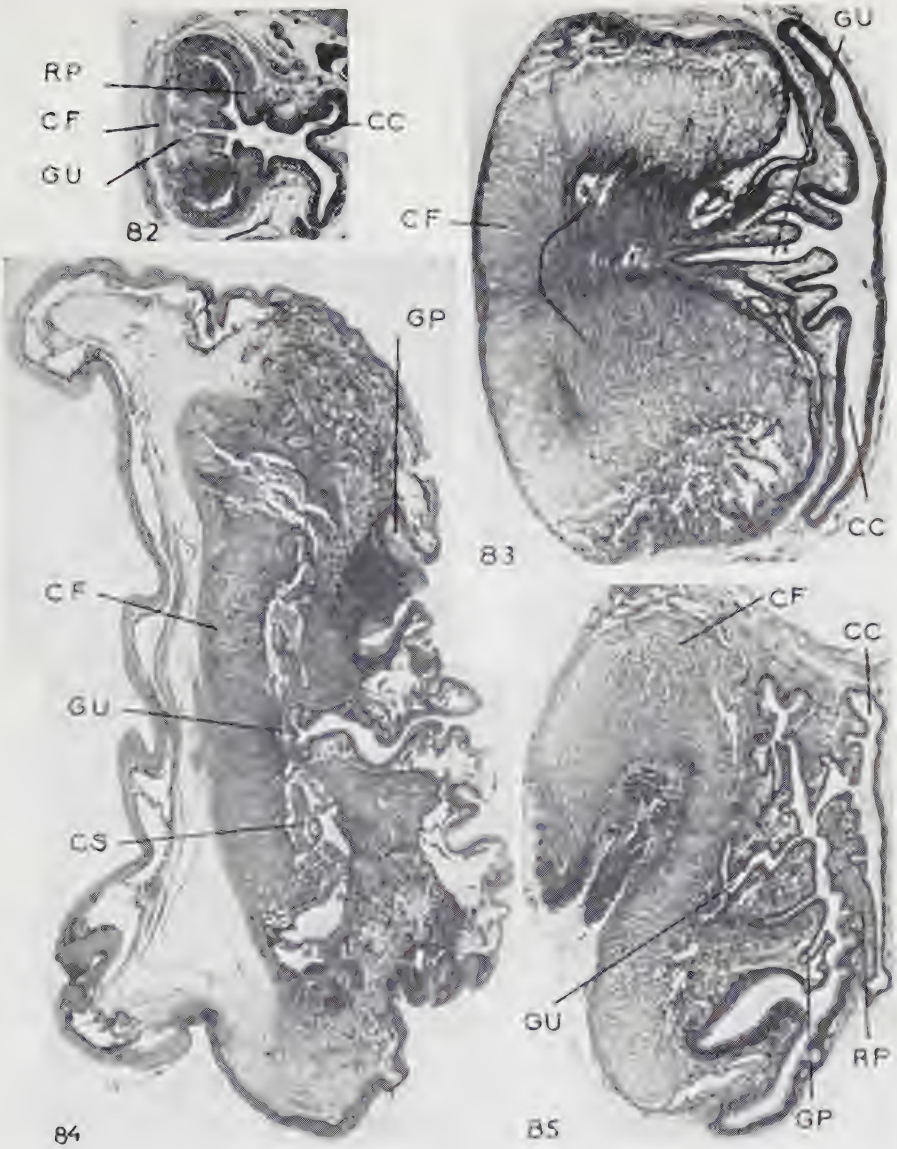
L'étude histologique de ce tubercule génital a pu être faite sur des coupes transversales. Les tissus sont fortement turgescents, et leur structure, à l'exception de celle du tissu fibreux, est très lacuneuse.

— Le corps fibreux très développé, occupe la région centrale du pénis ; nous ne reviendrons plus sur son aspect et sa structure, qui ont déjà été décrits plus haut. C'est son extrémité repliée, qui est responsable de la formation d'une crête médiane à la face ventrale du tubercule. Les artères péniales, extrêmement dilatées se logent dans la concavité du corps fibreux ; elles sont bourrées de plasma et de globules sanguins. Ces vaisseaux se dilatent de plus en plus et se terminent dans un immense réseau du corps caverneux, constituant à lui seul toute l'extrémité du gland.

— La gouttière urogénitale a déjà été étudiée antérieurement ; parfois ses bords sont tellement rapprochés, qu'ils ont tendance à la fermer.

— Le tubercule génital est revêtu d'un épithélium stratifié kératinisé, formé d'une dizaine d'assises cellulaires, dont les plus superficielles sont en voie de desquamation. Près de l'entrée de la gouttière urogénitale, des invaginations de l'épithélium dans le lobe du pénis donnent naissance à des formations tubulaires, simples ou ramifiées, fortement mucipares (fig. 84). On retrouve ces mêmes invaginations en doigts de gant au niveau des replis préputiaux, dans les cas où le pénis, également hypertrophié, est demeuré dans la cavité cloacale, il s'agit donc certainement là de glandes préputiales.

L'action androgène des hormones utilisées se manifeste particulièrement au niveau du tissu fibreux et de l'organe copulateur, qui ont subi une différenciation identique à celle qui survient normalement au moment de la maturité génitale. De plus, chez les mâles adultes normaux, la dévagination du pénis ne s'observe qu'au moment du rut.



Coupes transversales de la partie craniale de l'organe copulateur.

Fig. 82. — Non dévaginé chez un témoin.

Fig. 83. — Non dévaginé chez un mâle traité aux hormones gonadotropes ; développement particulier du corps fibreux.

Fig. 84. — Dévaginé chez un mâle traité aux androgènes ; nombreuses glandes préputiales de part et d'autre de la gouttière urogénitale.

Fig. 85. — Non dévaginé chez une femelle traitée aux androgènes ; corps fibreux replié en S ; nombreuses glandes préputiales.

CC : cavité cloacale ; DF : corps fibreux ; CS : corps spongieux ; GP : glande préputiale ; GU : gouttière urogénitale ; RP : repli préputial ; Gr. : × 28,75.

Action des androgènes chez la femelle

Les formations cloacales ont subi exactement le même développement et les mêmes transformations que chez les mâles.

L'organe copulateur est de taille et de structure rigoureusement identique à celles du tubercule génital mâle. Quand il est dévaginé, ce qui se produit dans au moins 50 0/0 des cas, ses tissus sont très turgescents, richement vascularisés. Comme chez le mâle, le corps fibreux en forme la partie centrale, le corps caverneux est très développé. On retrouve les mêmes invaginations tubulaires, muqueuses sur la face dorsale de part et d'autre de la gouttière urogénitale. De nombreux mélanophores sont responsables de la pigmentation noire de l'organe (fig. 88).

Dans les cas où la dévagination du tubercule génital ne s'est pas faite, on le retrouve, caché par les replis préputiaux dans la paroi cloacale ventrale. Le tissu fibreux fortement hypertrophié, forme une lame repliée en S. On y observe également de nombreuses glandes préputiales (fig. 85).

Chez les Tortues femelles traitées aux androgènes, il se produit donc une inversion sexuelle au niveau des formations cloacales proprement dites. De plus, cette inversion s'accompagne d'une maturation précoce, qui se manifeste par le développement d'un tubercule génital de Tortue mâle adulte ; très souvent même, celui-ci est en érection, comme cela se produit au moment du rut chez les animaux mâles.

Action des hormones gonadotropes chez le male

Elles semblent surtout avoir agi sur le tractus des individus mâles en provoquant le développement d'un tubercule génital.

La *formation tubulaire* est située au même niveau que chez les témoins ; mais son extrémité caudale s'ouvre largement dans le rectum. La lumière s'est dilatée ; elle est tapissée d'un épithélium plus épais, formé de trois assises de cellules. L'assise la plus centrale est très élevée, car ses cellules possèdent des pôles muqueux très développés. En dessous de l'épithélium on observe une couche basale, formée d'un tissu conjonctif très dense.

Le *tissu fibreux* est fortement hypertrophié ; il forme d'abord deux cordons, de section plus ou moins sphérique, renfermant des cellules n'ayant pas d'orientation définie. Autour de ces cordons et, entre les deux, existent de nombreuses lacunes, c'est une région richement vascularisée. Puis ces cordons s'élargissent en s'incurvant dorsalement. Il se rapprochent et finissent par se souder en formant une lame très épaisse dont les bords se recourbent dorsalement. A ce moment la structure fibreuse du tissu apparaît nettement. On distingue deux zones, l'une corticale dont les

éléments s'orientent parallèlement à la surface du corps fibreux, l'autre médullaire, dont les fibres sont alignées dorso-ventralement. Un peu plus caudalement aux approches du tubercule génital, les bords du tissu fibreux alignés parallèlement à la lame basale se détachent des parties latérales et se rejoignent en dessous de la gouttière urogénitale, réunissant ainsi les deux bords et transformant le corps fibreux en une énorme masse, bilobée à sa face dorsale (fig. 83). Dans le tubercule génital dévaginé, le corps fibreux forme une lame très épaisse dont la face dorsale est nettement concave. Cette lame fibreuse s'amincit dans l'extrémité caudale du tubercule génital où elle présente un étranglement en son milieu et se replie latéro-ventralement vers l'avant. Le corps fibreux se termine par deux, puis par une formation cordonnaire.

Les *canaux péritonéaux* sont dilatés, mais conservent une structure identique à celle des témoins.

La *gouttière urogénitale :* son extrémité antérieure est plus ou moins ramifiée. Puis elle forme une gouttière simple sur un long parcours, et ce n'est qu'au niveau du tubercule génital qu'elle prend la forme en Y. Elle est toujours tapissée d'un épithélium stratifié, formé de 2 à 3 assises de cellules, plus ou moins muqueuses selon les niveaux.

Les *sacs cloacaux* n'ont absolument pas réagi au traitement.

Le *tubercule génital* a subi un développement analogue à celui que nous venons de décrire, chez les animaux traités aux hormones mâles. Cependant sa taille est plus réduite et on ne le trouve à l'état dévaginé que dans 25 0/0 des cas. Le plus souvent il reste enfoncé dans la paroi cloacale ventrale qu'il dilate fortement.

Le tubercule génital qui s'est développé sous l'action des hormones gonadotropes présente exactement la même structure que celui que nous avons décrit plus haut chez les Tortues traitées aux androgènes.

On retrouve :

— un corps fibreux très important,

— un corps caverneux très développé,

— des invaginations tubulaires de l'épithélium au niveau des replis préputiaux et à l'entrée de la gouttière urogénitale,

— ainsi que de nombreux mélanophores responsables de la pigmentation noire de l'organe.

Les formations cloacales des jeunes Tortues mâles ont réagi aux hormones gonadotropes, dans des proportions moins fortes, mais exactement de la même façon, qu'aux hormones mâles. Il semble donc que la gonadotrophine sérique (la gonadotrophine chorionique n'ayant aucun effet sur ces formations) ait exercé sur les organes sexuels secondaires une action indirecte, en stimulant la production et la mise en liberté d'hormones mâles par les testicules.

Action des hormones gonadotropes chez les femelles

Les formations cloacales des femelles ont très peu réagi au traitement. La formation tubulaire se présente sous la même forme que chez le mâle ; son épithélium s'est épaissi ; d'autre part elle s'ouvre largement dans le rectum par son extrémité caudale.

Le tissu fibreux, les canaux péritonéaux, la gouttière urogénitale, les sacs cloacaux et l'organe copulateur sont restés identiques à ce qu'ils étaient chez les femelles témoins. Ceci peut s'expliquer par les faits que les ovaires sont nettement moins stimulés par les hormones gonadotropes que les testicules.

Action des hormones gonadotropes + hormones sexuelles

a) Dans le cas d'un traitement combiné *hormone gonadotrope + hormone mâle*, la partie inférieure du tractus urogénital a réagi dans le même sens et exactement dans les mêmes proportions qu'à la suite d'un traitement aux androgènes. Or d'après les résultats que nous venons d'enregistrer chez les mâles traités aux hormones gonadotropes, on s'attendrait à ce que l'action des androgènes soit renforcée par l'hormone testiculaire, libérée grâce à la gonadotrophine. Comme au cours des diverses expériences, nous avons pu constater qu'au-dessus d'une certaine dose d'hormone injectée, on ne pouvait pas augmenter les effets obtenus, mais tout au plus les déformer, on peut supposer que dans le cas présent, la dose optimum à la différenciation des formations cloacales ait été atteinte avec la quantité d'hormone mâle injectée.

b) Si on injecte à la fois de la *gonadotrophine et un œstrogène*, les transformations observées au niveau des territoires cloacaux ne sont pas toutes identiques dans les deux sexes.

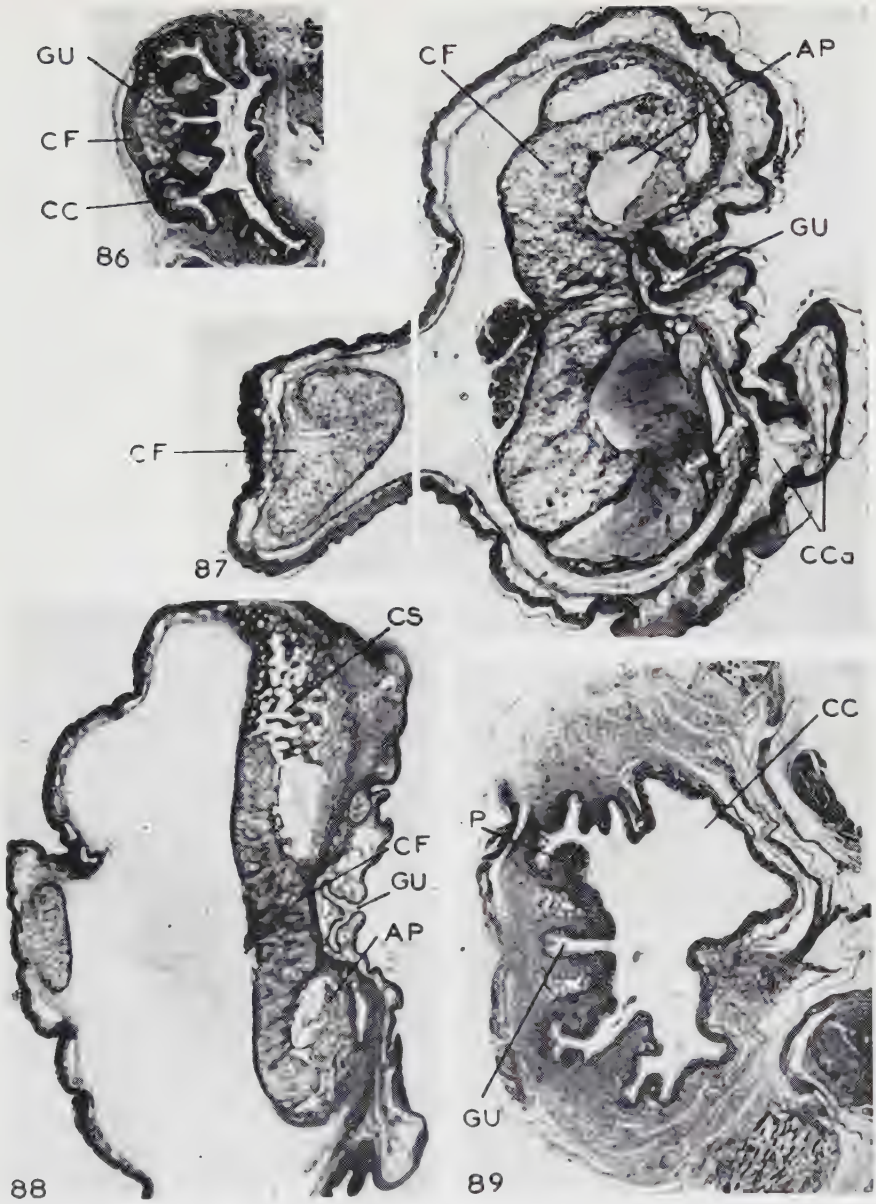
— *Chez la femelle* les parois cloacales sont très épaisses, mais leur tissu est parfois très lâche. La cavité cloacale est fortement dilatée, si bien que, par endroits les plis longitudinaux s'estompent presque entièrement ; la structure de l'épithélium n'a pas subi de modifications.

La formation tubulaire est très hypertrophiée, mais ne présente pas toujours de communication avec le cloaque. Sa lumière, fortement dilatée, présente un contour festonné, car des invaginations de l'épithélium forment des cryptes s'ouvrant dans la lumière où les boules de mucus s'agglomèrent. L'épithélium est formé de 2 à 3 assises de cellules dont la plus interne est muqueuse (fig. 79).

Le tissu fibreux est pratiquement inexistant.

Les canaux péritonéaux et les vaisseaux sanguins ont suivi la dilatation générale.

La gouttière urogénitale conserve sa structure initiale.



Coupes transversales de la partie moyenne de l'organe copulateur.

Fig. 86. — Non dévaginé chez un témoin.

Fig. 87. — Dévaginé chez un mâle traité aux androgènes.

Fig. 88. — Dévaginé chez une femelle traitée aux androgènes.

Fig. 89. — Non dévaginé chez une femelle traitée aux œstrogènes + hormone gonadotrope.

AP : artère péniale ; CC : cavité cloacale ; CCa : corps caverneux ; CF : corps fibreux ; CS : corps spongieux ; GU : gouttière urogénitale ; Gr. : × 28,75.

A la suite de l'épaississement général des parois cloacales, le volume de l'organe copulateur s'est légèrement accru ; mais il ne s'est produit aucune différenciation, bien au contraire le corps fibreux a pratiquement disparu (fig. 89).

Les sacs cloacaux, fortement hypertrophiés ont subi un type de développement particulier. Il s'est surtout produit un épaississement considérable des parois conjonctives, qui forment de nombreux plis et replis ; ainsi la lumière est plutôt réduite. L'épithélium qui la tapisse est peu élevé ; il est formé de 2 à 3 assises de cellules, dont l'une est légèrement muqueuse. Il s'invagine souvent en doigt de gant dans la paroi conjonctive ; la lumière de ces invaginations renferme des boules de mucus.

Chez le mâle, le tissu fibreux est demeuré tel qu'il l'était chez le témoin.

Il en est de même des canaux péritonéaux et de la gouttière urogénitale.

L'organe copulateur conserve exactement la même structure que chez le témoin, tout en ayant subi un léger accroissement de taille, ce qui est sans doute dû à l'épaississement général des parois cloacales.

Les sacs cloacaux présentent le même type de développement que ceux des femelles ayant subi un traitement identique.

Les formations cloacales des femelles n'ayant pas réagi aux hormones gonadotropes, il n'est pas étonnant que celles-ci se soient comportées ici comme à la suite d'un traitement aux œstrogènes.

La réaction des mâles pourrait s'expliquer par le fait qu'en ajoutant un œstrogène à l'hormone gonadotrope on inhibe la différenciation de l'interstitiel au niveau du testicule ; celui-ci n'élaborerait ainsi qu'une faible quantité d'hormone mâle. Comme les androgènes et les œstrogènes exercent une action contraire sur la formation cloacale, dont les uns provoquent la masculinisation et les autres la féminisation, les deux effets se retranchent au lieu de s'ajouter comme cela se produit au niveau des canaux génitaux, stimulés par les hormones mâles et femelles.

III. — DISCUSSION

1. — La gonade.

La gonade mâle d'*Emys leprosa* présente la particularité de posséder encore des résidus corticaux chez les jeunes peu de temps après l'éclosion. Nous venons de voir que cette gonade, bien que différenciée, est très sensible à l'action des œstrogènes. Le type et le degré d'intersexualité observés au niveau du testicule à la suite d'un traitement aux œstrogènes dépendent de divers facteurs : l'état de la gonade au moment de l'intervention, la dose d'hormone injectée et la durée du traitement.

Les testicules possédant encore des résidus corticaux assez importants au début de l'expérience et appartenant à des Tortues ayant reçu de

faibles doses d'œstrogènes pendant une période de deux mois, présentent une médulla inhibée, alors que les plages corticales se sont développées et amorcent parfois un mouvement d'invagination en direction de la médulla. Ce phénomène est identique à celui qu'ont observé Wolff et Hampe chez l'embryon de Poulet après injection de faibles doses d'œstradiol le 10e et le 12e jour de l'incubation ; ces auteurs voient d'une part des tubes testiculaires s'aboucher avec l'épithélium germinatif invaginé et d'autre part des tubes complets se former à la fois à partir des éléments corticaux et médullaires.

Si la durée du traitement est portée à 1 mois chez des Tortues, dont les gonades mâles sont au même stade que précédemment, des doses faibles d'œstrogènes (dose totale pour un animal = 2,5 mg.) induisent une inversion partielle des testicules ; l'inversion est complète, si le traitement, à doses égales, est étendu sur une période de 8 mois. Ces résultats se rapprochent beaucoup de ceux qu'a obtenus Burns chez l'Opossum ; en effet chez ce Mammifère très primitif, la différenciation de la gonade ne s'achève que deux à trois jours après la naissance. Burns injecte pendant 30 jours des doses plus ou moins importantes de dipropionate d'œstradiol à des jeunes Opossums dès leur naissance ; avec les doses les plus élevées, de l'ordre de 0,5 à 0,3 γ par jour, il observe une inversion partielle des testicules, dont la médulla n'est que partiellement détruite, et dont le cortex, très développé, reste cependant stérile ; les animaux ayant reçu les doses les plus faibles (0,1 à 0,2 γ par jour) présentent à la fin de l'expérience de véritables ovotestis à médulla entièrement désorganisée et à cortex fertile. Chez l'Opossum, tout comme chez le Poulet et chez *Emys leprosa*, les premières transformations qui apparaissent en début d'expérience, sont des invaginations de l'épithélium germinatif.

D'après ces résultats et ceux que nous avons enregistrés nous-mêmes, il semble donc que les hormones femelles agiraient d'abord sur la médulla, dont la différenciation est inhibée et qui subit peu à peu une désorganisation complète ; ainsi se trouverait supprimée l'action inhibitrice que la médulla exerce normalement sur le cortex en provoquant sa régression. Les parties corticales maintenues, libérées de toute action antagoniste reprendraient leur activité initiale : la poussée cordonnaire primaire sans pour autant évoluer vers une structure femelle typique.

Si le traitement est prolongé, il y aurait ultérieurement une action directe de l'hormone femelle injectée sur la région corticale qui se développe et se différencie comme un cortex ovarien.

En ce qui concerne nos expériences, il est important de souligner que chez *Emys leprosa* le développement cortical et la désorganisation médullaire de la gonade mâle sous l'action des œstrogènes, s'accompagnent d'une auxocytose des gonocytes de la médulla et du cortex ; il y a formation de véritables ovocytes, dont le noyau est en prophase de méiose. Ce fait est en désaccord avec la théorie de Witschi selon laquelle les cellules germinales sont sexuellement différenciées à partir du moment où elles

sont en contact, soit avec le tissu médullaire, soit avec le tissu cortical. Benoit constate également que, chez l'embryon de Poulet des injections d'hormones sexuelles sont incapables d'induire des gonocytes contenus dans la médulla à évoluer en ovocytes. On pourrait expliquer l'évolution des cellules germinales médullaires en ovocytes au niveau des testicules inversés d'*Emys leprosa* par le fait qu'elles se trouvent dans un milieu complètement désorganisé, où elles subissent alors l'action directe de l'hormone injectée.

Dans ce cas, la cellule germinale serait sous l'influence du soma actif qui l'entoure, mais sa détermination n'est pas définitive.

Il devient plus difficile d'expliquer comment dans un testicule, dépourvu de résidus corticaux, les œstrogènes ont pu induire une auxocytose des cellules germinales au sein d'une médulla à peine ou pas du tout inhibée. Ce dernier phénomène est encore bien plus net au niveau des testicules appartenant à des animaux traités au dipropionate d'androstènediol. Cette hormone, à action ambivalente, ne provoque aucune désorganisation des cordons médullaires, et cependant on peut observer en pleine médulla de très gros ovocytes, en voie de maturation. La présence de ces formations ovocytaires en croissance au sein d'une structure testiculaire typique ne peut s'interpréter que par une action métabolique ou une action directe de l'hormone injectée sur des cellules germinales indifférenciées.

La stimulation corticale que l'on observe également à la suite d'un traitement à l'androstènediol peut s'expliquer par la présence d'une tunique albuginée, peu épaisse, mais continue, isolant le cortex de la médulla et de son action inhibitrice, fait que signale également Burns dans le cas des ovotestis de l'Opossum, où une épaisse tunique albuginée sépare les deux constituants de la gonade.

Les androgènes ne réussissent pas à induire la moindre manifestation d'intersexualité au niveau des ovaires ; bien au contraire ces derniers sont stimulés aussi bien par le sténandiol que par la testostérone ; ils subissent une maturation précoce comme sous l'action des œstrogènes : la médulla devient lacunaire, le cortex s'épaissit et renferme de nombreux ovocytes en croissance. Des observations analogues ont été faites par Noble et Greenberg chez le Caméléon immature, dont les ovaires sont fortement stimulés par le propionate de testostérone. Cette réaction particulière de la gonade femelle serait-elle due à la non-spécificité de l'hormone injectée ? Cependant, Risley a obtenu une inversion sexuelle partielle d'ovaire en testicule chez des embryons femelles de *Chrysemys marginata* après injection de 0,25 mg. de propionate de testostérone dans l'œuf au stade gastrula ; en injectant la même hormone à des femelles immatures de *Malaclemmys centrata*, il ne se produit aucune transformation histologique au niveau des ovaires. Il semble donc, que chez les Reptiles, seul un traitement hormonal effectué avant la différenciation de la gonade puisse modifier la structure ovarienne, alors que la gonade mâle est encore très sensible à l'action des œstrogènes après la différen-

ciation. Ceci peut être dû au fait que les gonades mâle et femelle se différencient, comme l'a montré Risley chez *Sternotherus*, à partir d'une structure gonadique de type femelle et que les testicules conservent assez longtemps des vestiges de cette organisation femelle (résidus corticaux).

Dantchakoff obtenant des résultats analogues chez les Oiseaux et les Reptiles (Lézard), émet l'hypothèse que l'hormone du sexe hétérogamétique est dominante par rapport à celle du sexe homogamétique, hypothèse que Wolff et Ginglinger avaient également formulée ; chez les Oiseaux et les Reptiles le sexe mâle, étant homogamétique, serait pour cette raison très sensible à l'action de la folliculine, qui est l'hormone du sexe hétérogamétique. D'autre part, chez les Amphibiens où il y a hétérogamétie du sexe mâle, Gallien obtient facilement la masculinisation des gonades immatures de *Rana temporaria* par la testostérone, mais pas d'inversion des gonades mâles par l'œstradiol. Cependant la théorie de Dantchakoff n'est pas valable dans tous les cas ; ainsi chez un Anoure du genre *Discoglossus*, Gallien constate que l'œstradiol provoque toujours une féminisation des mâles génétiques, alors que la testostérone ne peut inverser le sexe des femelles génétiques.

Dans l'ensemble, les effets produits par les hormones sexuelles sur la gonade sont très variables, car ils sont sous la dépendance d'un grand nombre de facteurs : la concentration de l'hormone, la durée du traitement, le stade et le mode de développement de la gonade, la structure de la gonade au moment de l'intervention.

En ce qui concerne l'action des hormones gonadotropes sur les gonades immatures de Tortues, la gonadotrophine sérique provoque comme dans les autres classes de Vertébrés une forte stimulation des testicules qui subissent une maturation précoce. Cette hormone à facteur FSH prédominant agit à la fois sur la lignée germinale et interstitielle des testicules infantiles d'*Emys leprosa*. Les résultats enregistrés à la suite d'un traitement à la gonadotrophine chorionique à facteur LH prédominant, diffèrent totalement de ceux qui ont été signalés chez les Oiseaux et les Mammifères. En effet, cette hormone, qui devrait normalement stimuler avant tout le tissu interstitiel, induit une sorte de féminisation de la gonade mâle : d'importantes lacunes apparaissent entre les cordons médullaires, des cellules germinales se transforment en auxocytes dans la médulla. Il est difficile d'interpréter ces résultats qui sont à rapprocher de ceux enregistrés par Burgos et Pisano chez le Crapaud, *Bufo arenarum* ; des gonadotrophines purifiées, extraites d'hypophyses de Porc ont été administrées à de jeunes Crapauds un mois après la métamorphose : avec FSH, 100 0/0 des animaux sont féminisés. Dans notre cas, où nous avons injecté des hormones gonadotropes extraites de l'urine de femme enceinte, on pourrait encore supposer que le produit n'était pas tout à fait pur, mais Burgos et Pisano ont utilisé pour leurs expériences des gonadotrophines purifiées extraites directement de l'hypophyse.

Les ovaires sont également stimulés par les gonadotrophines sériques et chorioniques, mais dans des proportions nettement moins fortes que

les testicules ; leur maturation est loin d'être complète. Ceci peut être dû au fait que normalement les femelles atteignent leur maturité génitale beaucoup plus tard que les mâles ; leur développement sexuel est très lent.

Ces différences de réaction des gonades mâles et femelles, et les modifications apportées à la gonade par les diverses hormones, nous aideront à interpréter certains résultats observés au niveau du tractus génital

2. — Le canal de Müller.

Comme cela se produit chez les Mammifères, les Oiseaux et d'autres Reptiles, les œstrogènes stimulent le développement des canaux de Müller chez *Emys leprosa*. Cette Tortue présente l'intérêt de posséder à l'éclosion des canaux de Müller identiques dans les deux sexes, ne régressant chez le mâle qu'au cours de la première année, ce qui nous a permis d'étudier leur réaction aux hormones sexuelles à des stades plus ou moins avancés de leur régression. Les canaux de Müller intacts des jeunes Tortues mâles s'hypertrophient et se différencient exactement de la même façon que ceux des femelles ; tant que leur régression n'a pas encore débuté, ils conservent toutes leurs potentialités. Au cours de leur régression, qui débute toujours au niveau du segment moyen et de l'extrémité caudale, les canaux de Müller ne perdent que progressivement leur réactivité spécifique aux hormones sexuelles. Ainsi les segments moyen et postérieur perdent leur pouvoir de différenciation dès que la régression est amorcée dans la région moyenne ; à ce moment le segment juxtagonadique et la région ostiale sont encore capables de se différencier. La gonade exercerait-elle une action locale, permettant à la portion müllérienne située à sa proximité de conserver plus longtemps son pouvoir de différenciation ? Cela est peu probable puisque la région ostiale, qui est la partie la plus éloignée de la gonade, régresse en dernier lieu.

La régression des canaux de Müller chez la Tortue mâle est-elle induite par un facteur hormonal ? Wolff et ses collaborateurs l'ont démontré chez les Oiseaux : des œstrogènes injectés à des embryons de Poulet le 6e jour de leur incubation, empêchent la régression des canaux de Müller chez le mâle, dont la gonade est féminisée, alors que les androgènes provoquent la régression des canaux de Müller chez la femelle. Des greffes cœlomiques d'ovaires ou de testicules embryonnaires ont sur les canaux de Müller respectivement le même effet que les injections d'œstrogènes ou d'androgènes. Des embryons mâles et femelles castrés au 3e jour de leur incubation conservent leurs canaux de Müller. Wolff en conclut que c'est l'hormone mâle, sécrétée par le testicule embryonnaire qui provoque la régression des oviductes chez le mâle.

Dans le cas d'*Emys leprosa*, le dipropionate d'androstènediol stimule les canaux de Müller dans les deux sexes et induit les mêmes différenciations que le diéthylstilbœstrol ; mais nous avons déjà pu constater au

niveau de la gonade, que cette hormone a une action ambivalente. D'ailleurs, Wolff a également obtenu le développement de canaux de Müller chez les embryons de Poulet traités à l'androstérone, qui exerce à la fois une action androgène et gynogène sur le système génital du Poulet.

Cependant le propionate de testostérone injecté aux jeunes Tortues mâle et femelle, loin de provoquer une régression des canaux de Müller, en assure le maintien et la différenciation de l'épithélium, mais non des formations musculaires, qui apparaissent à la suite d'un traitement aux œstrogènes. Des réactions analogues ont déjà été observées chez d'autres Reptiles : Gorbmann chez *Sceloporus occidentalis*, Noble et Greenberg chez le Caméléon, Panigel chez *Zootoca vivipara*, Forbes chez l'Alligator, Risley chez *Malaclemmys centrata* ont obtenu une hypertrophie des oviductes de la femelle à la suite d'un traitement à la testostérone. Chez un Mammifère très primitif, tel que l'Opossum, Burns d'une part, Moore d'autre part, provoquent une stimulation des canaux de Müller par des injections de propionate de testostérone.

Comment interpréter ces résultats ? Panigel est le seul auteur ayant injecté cette substance à des animaux castrés et pouvant ainsi conclure à une action directe de l'hormone sur l'oviducte. A propos de nos observations chez *Emys leprosa*, dont la castration n'a pas pu être réalisée, plusieurs hypothèses doivent être envisagées :

— l'hormone injectée aurait une action indirecte sur les canaux de Müller en influençant la sécrétion hormonale de la gonade, dont la structure initiale a été modifiée ;

— l'hormone injectée aurait une action directe sur les canaux de Müller, constituant chez les Reptiles, un substrat non déterminé sensible indifféremment à diverses hormones chez la femelle comme chez le mâle, tant que les phénomènes de régression n'ont pas encore entraîné la perte de ses potentialités de différenciation. Dans ce cas la non-spécificité de l'hormone injectée serait-elle responsable des réactions observées ?

La féminisation de la gonade mâle et la maturation précoce de la gonade femelle, induites par les œstrogènes, traduisent la possibilité d'une influence exercée par la gonade transformée sur les canaux de Müller. Mais, les gonades réagissent d'une façon absolument identique aux divers œstrogènes, comment expliquer la différence de réaction des canaux de Müller à l'œstradiol et au stilbœstrol, si l'on admet que l'hormone injectée n'agit que par l'intermédiaire des gonades. Une action directe de la substance injectée est donc probable, bien qu'il manque la preuve irréfutable que seule aurait pu fournir la castration des animaux.

Le fait, qu'à la suite d'un traitement à la testostérone les canaux de Müller sont davantage hypertrophiés chez la femelle que chez le mâle, nous fournirait d'autre part un argument en faveur de l'action indirecte : en effet, la gonade femelle subissant une maturation précoce serait capable

de sécréter une substance dont l'action se superposerait à celle que l'hormone injectée exercerait directement sur l'oviducte.

Les stimulations des canaux de Müller par le propionate de testostérone, réaction paradoxale, peuvent s'expliquer par la non-spécificité de l'hormone employée. Mais, l'hormone gonadotrope, qui provoque la maturation précoce des testicules, où l'on observe une spermatogénèse complète, induit au niveau des canaux de Müller du mâle les mêmes différenciations qu'un traitement à la testostérone ; les oviductes des femelles, par contre, ne sont que faiblement stimulés ; il en est de même des ovaires qui ne présentent que les premiers stades de l'ovogénèse. Ceci nous permet de penser que l'hormone gonadotrope n'a pas d'action directe sur les canaux de Müller ; ce serait l'hormone testiculaire, sécrétée par la gonade stimulée qui exercerait sur les canaux de Müller exactement la même influence que le propionate de testostérone. D'autre part, on observe une différence de réaction très nette des gaines du canal de Müller aux divers traitements : les œstrogènes y induisent le développement d'importantes formations musculaires, alors qu'aucun élément musculaire n'est visible dans la paroi conjonctive des canaux de Müller à la suite d'un traitement à la testostérone ou à la gonadotrophine sérique ; là encore, le comportement des canaux de Müller est identique chez les animaux traités aux hormones gonadotropes et à l'hormone mâle. Dans le cas de nos expériences, la réaction paradoxale des canaux de Müller ne semble donc pas due à la non-spécificité de l'hormone androgène de synthèse puisque celle-ci a vis-à-vis du territoire müllérien la même action que l'hormone testiculaire.

Quel est donc le facteur responsable de la régression des canaux de Müller chez les jeunes Tortues mâles ? On peut admettre :

— soit que l'hormone sécrétée par le testicule immature, agent de la régression des ébauches müllériennes, diffère de celle qu'élabore un testicule ayant atteint sa maturité ;

— soit que l'hormone mâle ne peut induire la régression des ébauches müllériennes qu'en présence d'un autre ou d'autres facteurs, que nous éliminons dans le cas de nos expériences.

De nouvelles expériences devront être entreprises pour répondre à ces hypothèses.

3. — Le cloaque.

Les œstrogènes provoquent une féminisation de toute la région cloacale des Tortues mâles et femelles. Au niveau du sac urodéal on retrouve la différence d'action de l'œstradiol et du stilbœstrol, observée à propos du canal de Müller. En effet, sous l'action de l'œstradiol les canaux de Müller terminés en cul-de-sac chez le témoin sont hypertrophiés et s'ouvrent largement dans le sinus urogénital à l'extrémité de la papille urogénitale : le canal de Wolff ne pénètre même pas dans cette papille. A la suite d'un traitement au stilbœstrol l'extrémité caudale des canaux de Müller,

dilatée au sommet de la papille urogénitale, demeure aveugle, et le canal de Wolff s'ouvre dans l'urodéum par un petit orifice situé au voisinage du débouché de l'uretère. Quant aux formations cloacales proprement dites elles ont réagi aux divers traitements œstrogènes par une réduction du tissu fibreux et une inhibition de l'ébauche de l'organe copulateur ; l'épithélium de la cavité cloacale s'épaissit et montre souvent une tendance à la kératinisation. Dantschakoff, en faisant des observations analogues chez l'embryon de Lézard traité à la folliculine, montre que le test d'Allen et Doisy (chez les Rongeurs la kératinisation de l'épithélium vaginal est considérée comme une réaction spécifique à la folliculine) est également valable pour les Lézards.

On retrouve au niveau du sac urodéal l'action paradoxale que les androgènes exercent sur le canal de Müller (hypertrophie de la papille urogénitale, dilatation de l'extrémité caudale du canal de Müller). Mais tous les androgènes utilisés (sténandiol et testostérone) provoquent une masculinisation très nette des formations cloacales et en particulier de l'organe copulateur qui se différencie et forme un tubercule génital mature, énorme par rapport à la taille des animaux, aussi bien chez le mâle que chez la femelle.

L'ébauche de l'organe copulateur garde dans les 2 sexes toutes ses potentialités, puisqu'il suffit d'une influence hormonale pour orienter son développement. La réaction de l'organe copulateur d'*Emys leprosa* est comparable à celle qu'observe Em. Wolff au niveau du tubercule génital du Canard : les œstrogènes en inhibent le développement, alors que les androgènes stimulent sa croissance dans les deux sexes.

La gonadotrophine sérique, n'exerçant aucune action sur les formations cloacales des Tortues femelles, induit chez le mâle le développement d'un tubercule génital ; la structure de ce dernier est identique à celle d'un tubercule génital de Tortue mâle ou femelle, traitée aux androgènes, seule sa taille est moins importante. Etant donné que chez la femelle l'ébauche péniale n'est nullement stimulée, il ne peut y avoir une action directe de l'hormone gonadotrope sur cette ébauche ; or, comme nous venons de montrer que les androgènes induisent la différenciation précoce d'un organe copulateur mâle dans les deux sexes, les résultats observés à la suite d'un traitement à la gonadotrophine sérique, nous fournissent la preuve, que le testicule est stimulé, qu'il élabore et sécrète de l'hormone mâle, agissant sur les formations sexuelles secondaires ; c'est donc bien une hormone mâle spécifique qui provoque néanmoins la persistance et le développement du canal de Müller *in situ*.

CONCLUSIONS

De tous les résultats enregistrés au niveau de l'appareil génital d'*Emys leprosa* immature à la suite de divers traitements hormonaux, il ressort clairement que dans les conditions de nos expériences :

1) Les gonades mâles sont beaucoup plus sensibles aux actions hormonales que les gonades femelles. Tous les œstrogènes utilisés ont provoqué une féminisation plus ou moins complète des testicules selon les conditions expérimentales, alors qu'aucun androgène n'a réussi à induire la moindre manifestation d'intersexualité au niveau des ovaires. La structure ovarienne serait-elle plus stable, parce que chez les Tortues, ovaires et testicules se différencient à partir d'une gonade primaire de type femelle et que les testicules conservent assez longtemps des vestiges de cette organisation femelle ? Ou bien, la théorie de Dantchakoff sur la dominance du sexe hétérogamétique serait-elle une interprétation valable, du moins dans le cas des Reptiles ?

2) Les résidus corticaux, persistant à la surface des jeunes testicules, sont capables de former, soit un cortex ovarien, soit des cordons médullaires, sous l'action d'hormones sexuelles, comme en témoignent les gonades mâles inversées à la suite d'un traitement aux œstrogènes d'une part, et la reprise des poussées cordonnaires sous l'action de la testostérone ou de faibles doses d'œstrogènes d'autre part.

3) Les gonocytes appartenant aux testicules immatures, ne sont pas déterminés sexuellement ; en effet, ils peuvent évoluer en véritables ovocytes au sein d'une structure médullaire typique.

4) Les canaux de Müller intacts, persistant chez les Tortues mâles quelque temps après l'éclosion, présentent les mêmes potentialités de réaction aux hormones sexuelles que ceux des femelles, et ne perdent que progressivement leur pouvoir de différenciation une fois que la régression est amorcée.

5) L'œstradiol provoque la différenciation d'un oviducte de femelle mature à partir du canal de Müller de jeunes Tortues de 2,5 à 3,5 cm. de longueur de carapace. Les canaux de Müller des deux sexes sont également stimulés par le stilbœstrol et les hormones androgènes. Alors que l'épithélium müllérien se différencie à la suite de tous les traitements œstrogènes et androgènes, les gaines musculaires, qui entourent la moitié caudale du canal de Müller, ne se développent que chez les Tortues, traitées aux œstrogènes ou au dipropionate d'androstènediol. La réaction paradoxale des territoires müllériens aux androgènes serait-elle due à la non-spécificité de l'hormone injectée ? Les stimulations simultanées des gonades, des canaux de Müller et de l'organe copulateur par les hormones gonadotropes nous incitent à penser que l'hormone androgène de synthèse employée, a vis-à-vis du tractus génital la même action que l'hormone testiculaire. L'hormone sécrétée par un testicule mature aurait-elle des propriétés différentes de celles qu'élabore un testicule infantile ? Sinon, sous quelles influences se fait la régression des canaux de Müller chez les jeunes Tortues mâles ?

6) L'ébauche de l'organe copulateur est bi-potentielle ; dans les deux sexes elle est capable de se différencier en un tubercule génital sous l'action des hormones mâles.

Mémoire déposé le 10 juillet 1962.

BIBLIOGRAPHIE

Adams (A. E.), Gay (H.) et Terzian (A.). — 1941. — The effect of injections of testosterone propionate in adult female newts. *Anat. Rec.*, t. **79**, p. 67.

Benoit (J.). — 1950. — Différenciation sexuelle chez les Oiseaux en cours du développement normal et de l'intersexualité expérimentale par ovariectomie. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.*, t. **39**, p. 395.

Blair (A. P.). — 1946. — The effects of various hormones on primary and secondary sex characters of juvenile *Bufo fowleri*. *J. exp. Zool.*, t. **103**, p. 365.

Boas (J. E. V.). — 1891. — Zur Morphologie der Begattungsorgane der Amnioten Wirbeltiere. *Gegenbauer Morph. Jahrb.*, t. **17**, p. 271.

Bragdon (D. E.). — 1950. — Hormonal control of the reproductive cycle of ovoviviparous snakes as related to the evolution of viviparity. *Virginia J. Sci.*, t. **1**, p. 391. — 1951. — The non-essentiality of the corpora lutea for the maintenance of gestation in certain live-bearing snakes. *J. exp. Zool.*, t. **118**, p. 419.

Burgos (M. H.) et Pisano (A.). — 1959. — Effets des gonadotrophines purifiées sur la gonade du Crapaud *Bufo arenarum* après la métamorphose. *C. R. Soc. Biol.*, t. **153**, p. 488.

Burns (R. K.). — 1939. — Sex differentiation during the early pouch stages of the Opossum *(Didelphys virginiana)* and a comparison of the anatomical changes induced by male and female sex hormones. *J. Morph.*, t. **65**, p. 497. — 1942. — Hormones and experimental modification of sex in Opossum. *Biol. Symposia*, t. **9**, p. 125. — 1950. — Sex transformation in the Opossum : some new results and a retrospect. *Arch. Anat. Micr. Morph. exp.*, t. **39**, p. 285. — 1956. — Hormones versus constitutional factors in the growth of embryonic sex primordia in the Opossum. *Amer. J. Anat.*, t. **98**, p. 35. — 1959. — Later stages of cortical differentiation in experimentally transformed testis of Opossum embryos. *J. exp. Zool.*, t. **142**, p. 353.

Chieffi (G.). — 1952. — Azione del testosterone e della diidro follicolina sul differenziamento sessuale di *Scylliorhinus canicula*. *Boll. Zool.*, t. **19**, p. 117. — 1953 *a*. — Ulteriori osservazioni sull'azione degli ormoni steroidi sul differenziamento sessuale di *Scylliorhinus canicula*. *Atti. Soc. ital. Anat.*, t. **15**, p. 1. — 1953 *b*. — Azione del testosterone sul differenziamento sessuale di *Scylliorhinus canicula*. *Ric. Sci.*, t. **23**, p. 111. — 1954. — L'inversione del sesso ottenuta con gli ormoni sessuali e corticosurrenale in *Scylliorhinus canicula*. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, t. **25**, p. 477.

Cieslak (E. S.). — 1945. — Relations between the reproductive cycle and pituitary gland in the snake *Thamnophis radix*. *Physiol. Zool.*, t. **18**, p. 299.

Clapp (M. L.). — 1937. — Effect of theelin upon the reproductive system of male *Anolis carolinensis*. *Anat. Rec.*, t. **70**, p. 97.

Clausen (H. J.). — 1935. — The effects of ovariectomy and hypophysectomy on parturition in snakes. *Anat. Rec.*, t. **64**, p. 88.

Combescot (C.). — 1954 *a*. — Sexualité et cycle génital de la Tortue d'eau algérienne *Emys leprosa*. *Bull. Soc. Hist. Nat. d'Af. du Nord*, t. **45**, p. 366. — 1954 *b*. — Sur le cycle sexuel mâle et, notamment, la spermatogénèse chez la Tortue d'eau algérienne (*Emys leprosa* S.). *C. R. Soc. Biol.*, t. CXLVIII, p. 2021. — 1955. — Données histophysiologiques sur l'oviducte de la Tortue d'eau algérienne. *C. R. Soc. Biol.*, t. **149**, p. 93. — 1956. — Action expérimentale des hormones sexuelles sur l'oviducte de la Tortue d'eau algérienne. *C. R. Soc. Biol.*, t. **150**, p. 373. — 1958. — Action de la gonadotrophine chorionique sur le testicule de la Tortue d'eau, *Emys leprosa*. *C. R. Soc. Biol.*, t. **152**, p. 1077.

Dantchakoff (V.). — 1935. — Sur l'inversion sexuelle expérimentale de l'ébauche ovarique chez l'embryon de Poulet. *C. R. Soc. Biol.*, t. **120**, p. 597. — 1937. — Sur l'action de l'hormone femelle sexuelle chez les Reptiles. *C. R. Acad. Sci.*, t. **205**, p. 424. — 1938 *a*. — Sur la validité du test d'Allen et Doisy dans l'embryon de Lézard des deux sexes. *C. R. Soc. Biol.*, t. **125**, p. 895. — 1938 *b*. — Ueber chemische Werkzeuge bei der Realisation normal bestimmter embryonaler geschlechtlicher Histogenese bei Reptilien. *Arch. für Entw. Org.*, t. **138**, p. 464. — 1939. — Sur la différenciation d'effets de l'hormone femelle dans l'histogénèse femelle induite chez le Lézard et sur les moyens d'y remédier. *C. R. Soc. Biol.*, t. **130**, p. 248.

Dufaure (J. P.). — 1961. — Action des hormones sexuelles sur les pénis des embryons de Lézard vivipare *(Zootoca vivipara)*. *C. R. Acad. Sci.*, t. **253**, p. 1130.

Evans (L. T.). — 1935 *a*. — The effects of Antuitrin-S on the male lizard, *Anolis carolinensis*. *Anat. Rec.*, t. **62**, p. 213. — 1935 *b*. — The effects of Antuitrin-S and sheep pituitary extracts on the female lizard, *Anolis carolinensis*. *Biol. Bull. Wood's Hole*, t. **68**, p. 355. — 1935 *c*. — The effects of pituitary implants and extracts on the genital system of the lizard. *Science*, t. **81**, p. 468. — 1939. — Rudiments of epididymis and vas deferens in female Turtles. *Anat. Rec.*, t. **75**, p. 76.

Evans (L. T.) et Clapp (M.). — 1940. — Effects of ovarian hormones and season on *Anolis carolinensis*. *Anat. Rec.*, t. **77**, p. 57.

Fantham (H. B.). — 1905. — On hermaphroditism and vestigial structure in the reproductive organs of *Testudo græca*. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, t. **16**, p. 120.

Forbes (R. T.). — 1933-1934. — Effect of injections of pituitary whole gland extract on immature Alligator. *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.*, t. **31**, p. 1129. — 1937. — Studies on the reproductive system of the Alligator. I. The effects of prolonged injections of pituitary whole gland extracts in the immature Alligator. *Anat. Rec.*, t. **70**, p. 118. — 1938. — II. The effects of prolonged injections of œstrone in the immature Alligator. *J. exp. Zool.*, t. **78**, p. 335. — 1938. — III. The action of testosterone on the accessory sex structures of recently hatched female Alligators. *Anat. Rec.*, t. **73**, p. 87. — 1939. — IV. The effects of injections of testosterone propionate in immature Alligators. *Anat. Rec.*, t. **75**, p. 51. — 1941. — Observations on the urogenital anatomy of the adult male lizard Sceloporus and on the action of implanted pellets of testosterone and œstrone. *J. Morph.*, t. **68**, p. 31.

Gaarenstroom (J. H.). — 1939. — Action of sex hormones on the development of the Mullerian duct of the chick embryo. *J. exp. Zool.*, t. **82**, p. 31.

Gadow (H.). — 1902. — Remarks on the cloaca and on the copulatory organs of the Amniota. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, t. **178**.

Gallien (L.). — 1944. — Recherches expérimentales sur l'organogénèse sexuelle chez les Batraciens Anoures. *Bull. Biol. France et Belgique*, t. **78**, p. 257. — 1949. — Action comparée de l'éthynyl-testostérone sur la gonade larvaire chez *Discoglossus pictus* et *Rana temporaria*. *C. R. Soc. Biol.*, t. **143**, p. 1572. — 1950. — Action du benzoate d'œstradiol dans la différenciation du sexe chez *Discoglossus pictus*. *C. R. Acad. Sc.*, t. **230**, p. 1006.

Godet (R.). — 1946. — Modification de l'organogénèse sexuelle des embryons de Taupe *(Talpa europæa)* par action des androgènes et des œstrogènes, topographie de l'uretère des nouveau-nés de sexe femelle. *C. R. Acad. Sc.*, t. **223**, p. 436.

Gorbman (A.). — 1939. — Action of mammalian sex hormones in the lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Proc. Soc. exp. Biol.*, N. Y., t. **42**, p. 811.

Greene, Burill et Ivy. — 1938 *a*. — Further effects of androgenic substance on sexual development in the female white Rat. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, t. **38**, p. 1. — 1938 *b*. — Masculinisation of female Rats by post-natal administration of male sex hormones. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, t. **38**, p. 4. — 1939 *a*. — Experimental intersexuality : modification of sexual development of the white Rat with a synthetic œstrogen. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, t. **41**, p. 169. — 1939 *b*. — The paradoxical effects of œstrogen on the sexual development of the female Rat. *Anat. Rec.*, t. **74**, p. 429. — 1939 *c*. — The effect of antenatal androgens on sexual development of female Rats. *Am. J. Anat.*, t. **65**.

Greene et Burill. — 1939. — Experimental intersexuality : modifications of embryonic sexual development obtained by giving large amounts of œstrogens to the pregnant Rat. *Am. J. Physiol.*, t. **126**, p. 510.

Greenberg (B.). — 1942. — Some effects of testosterone on the sexual pigmentation and other sex characters of the cricket frog *(Acris gryllus)*. *J. exp. Zool.*, t. **91**, p. 435.

Hartley (R. T.). — 1945. — Effects of sex hormones on the development of the urogenital system in garter snake *(Thamnophis)*. *J. Morph.*, t. **76**, p. 115.

Hellmuth (K.). — 1902. — Morphologische studien über Kloake und Phallus der Amnioten (Fleischmann). II. Die Schildkröten und Krokodile. *Gegenbauer Morph. Jahrb.*, t. **30**, p. 583.

Jost (A.). — 1943. — Interprétation des modifications intersexuelles réalisées chez des embryons femelles de Lapin. *C. R. Soc. Biol.*, t. **137**, p. 586.. — 1945. — Sur l'action de divers androgènes dans la différenciation embryonnaire du sexe.

C. R. Soc. Biol., t. **140**, p. 774. — 1948. — Le contrôle hormonal de la différenciation du sexe. *Biol. Rev.*, Cambridge, t. **23**, p. 201.

Juhn et Gustavson. — 1932. — The response of a vestigial Mullerian duct to the female hormone and the persistence of such rudiments in the male fowl. *Anat. Rec.*, t. **52**, p. 299.

Kehl (R.). — 1930. — Action de la folliculine de mammifère sur l'oviducte de Tortue. *C. R. Soc. Biol.*, t. **105**. — 1938. — Action de l'androstérone sur le « segment sexuel » urinaire de l'Uromastix femelle. *C. R. Soc. Biol.*, t. **127**, p. 142.

Lillie (F. R.). — 1916. — The theory of the free-martin. *Science*, t. **43**, p. 611. — 1917. — The free-martin : a study of the action of sex hormones in the fetal life of cattle. *J. exp. Zool.*, t. **23**, p. 371.

Nicholson (F. A.) et Risley (P.). — 1940. — A study of the urogenital systems of *Emys blandingii*, with observations on the occurrence of mullerian ducts in males. *Proc. Iowa Acad. Sci.*, t. XLVII, p. 343.

Matthey (R.). — 1927. — Intersexualité chez une Tortue *(Emys europæa)*. *C. R. Soc. Biol.*, t. **97**.

Mellish (C.). — 1936. — Effect of anterior pituitary extract and certain environmental conditions on the genital system of the horned lizard, *Phrynosoma cornutum*. *Anat. Rec.*, t. **67**, p. 22.

Mellisch (C.) et Meyer (R. K.). — 1937. — The effects of various gonadotropic substances and thyroxine on the ovaries of horned lizards, *Phrynosoma cornutum*. *Anat. Rec.*, t. **69**, p. 179.

Moore (C.). — 1941. — Effects of testosterone propionate on embryonic ducts in the Rat. *Arch. Inter. Pharm. Therap.*, t. **65**, p. 365. — 1941. — On the role of sex hormones in the sex differentiation in the Opossum. *Physiol. Zool.*, t. **14**, p. 1. — 1947. — *Embryonic sex hormones and sexual differentiation*. Charles C. Thomas publ.

Noble (G. K.) et Greenberg (B.). — 1940. — Testosterone propionate, a bisexual hormone in the American Chameleon. *Proc. Soc. exp. Biol.*, N. Y., t. **44**, p. 460.

Panigel (M.). — 1956. — Contribution à l'étude de l'ovoviviparité chez les Reptiles : gestation et partiurition chez le Lézard vivipare *Zootoca vivipara*. *Ann. Sci. nat. Zool.*, t. **18**, p. 569.

Puckett (W. O.). — 1939. — Some effects of crystalline sex hormones on the reproductive structures of several anurans. *Anat. Rec.*, t. **75**, p. 127.

Raynaud (A.). — 1937. — Intersexualité provoquée chez la souris femelle par injection d'hormone mâle à la mère en gestation. *C. R. Soc. Biol.*, t. **126**, p. 866. — 1938. — Intersexualité obtenue expérimentalement chez la Souris femelle par action hormonale. *Bull. Biol. France et Belgique*, t. **72**, p. 297. — 1939 *a*. — Effets du dipropionate d'œstradiol injecté à la Souris en gestation. *C. R. Soc. Biol.*, t. **130**, p. 872. — 1939 *b*. — Étude de l'appareil génital (gonades, canaux de Wolff et de Müller) des Souris mâles intersexuées obtenues par injection de dipropionate d'œstradiol à la mère en gestation. *C. R. Soc. Biol.*, t. **130**, p. 1012. — 1939 *c*. — Féminisation des embryons mâles de Souris par injection de dihydrostilbœstrol à la mère en gestation. — 1939 *d*. — Modifications apportées dans la structure histologique et la topographie de la région urogénitale des Souris nouveau-nées par l'injection d'œstradiol à la mère en gestation. *C. R. Soc. Biol.*, t. **131**, p. 270. — 1940. — Effets, sur la différenciation sexuelle des embryons, d'un mélange de dipropionate d'œstradiol et de propionate de testostérone injecté à la Souris en gestation. *C. R. Acad. Sci.*, t. **211**, p. 572. — 1941 *a*. — Injections de doses élevées de propionate de testostérone à la Souris en gestation, leurs effets sur le tractus génital mâle des fœtus de sexe femelle. *C. R. Soc. Biol.*, t. **135**, p. 1582. — 1941 *b*. — État de l'appareil génital femelle des Souris femelles nouveau-nées provenant de mères ayant reçu de fortes doses de propionate de testostérone pendant la gestation. *C. R. Soc. Biol.*, t. **135**, p. 1587. — 1942. — Modifications expérimentales de la différenciation sexuelle des embryons de Souris par action des hormones androgènes et œstrogènes. *Actual. Scient. et Ind.*, nos 925 et 926, Hermann édit., Paris. — 1947. — Quelques effets sur le sinus urogénital des embryons de Mulot *(Apodermus sylvaticus)* de l'injection d'hormone androgène et d'hormone œstrogène à la mère gravide, au cours des derniers jours de la gestation. *Ann. d'Endoc.*, t. **8**, 1, p. 96. — 1960 *a*. — Observations préliminaires sur le développement des organes sexuels de l'embryon d'Orvet *(Anguis fragilis)*. *Bull. Soc. Zool. France*, t. LXXXIV, 5-6, p. 458. — 1960 *b*. — Sur la différenciation sexuelle des embryons d'Orvet *(Anguis fragilis)*. *Bull. Soc. Zool. France*, t. LXXXV, 2-3, p. 210. —

1960 *c*. — Essais de destruction, par irradiation localisée au moyen des rayons X, des ébauches hypophysaires de l'embryon d'Orvet *(Anguis fragilis)*. *C. R. Acad. Sci.*, t. **251**, p. 2416.

Regamey (J.). — 1935. — Les caractères sexuels du Lézard *(Lacerta agilis)*. *Revue Suisse Zool.*, t. **42**, 5, p. 87.

Reynolds (A. E.). — 1943. — The normal saesonal reproductive cycle in the male *Eumeces fasciatus* together with some observations on the effects of castration and hormone administration. *J. Morph.*, t. **72**, p. 331. — 1947. — Sex hormone response of the hémipenis of *Eumeces fasciatus* as reflected by organ weight. *Proc. Ind. Acad. Sci.*, t. **57**, p. 191.

Riddle (O.) et Lahr (E. L.). — 1944. — Relative ability of various steroid hormones to promote growth in oviducts of immature ring-doves. *Yale J. Biol. Med.*, t. **17**, p. 259.

Risley (P.). — 1930. — Anatomical differences in the sexes of the common musk turtle *(Sternotherus odoratus)*. *Pap. Mich. Acad. Sci Arts and Let.*, t. **17**. — 1933. — Contribution on the development of the reproductive system in the musk turtle *Sternotherus odoratus*. *Zeitsch. Zell. Mikr. Anat.*, t. **18**, p. 1. — 1939. — Effects of gonadotropic and sex hormones on the urogenital systems of juvenile diamondback Terrapins. *Anat. Rec.*, t. **75**, suppl. p. 104. — 1940. — Intersexual gonads of turtle embryos following injection of male sex hormones. *J. Morph.*, t. **67**, p. 539. — 1941. — A comparison of effects of gonadotropic and sex hormones on the urogenital systems of juvenile terrapins. *J. exp. Zool.*, t. **87**, p. 477.

Schæffer (W. H.). — 1933. — Hypophysectomy and thyroidectomy of snakes. *Proc. Soc. exp. Biol.*, N. Y., t. **30**, p. 1363.

Schmidtgen (C.). — 1907. — Die cloake und ihre Organe bei den Schildkröten. *Zool. Jahrb.*, t. **22-24**, p. 357.

Schreiber (S. S.) et Rugh (R.). — 1945. — The effect of anterior pituitary implants and of œstradiol benzoate on the gonads and gonoducts of newley metamorphosed frogs, *Rana pipiens*. *J. exp. Zool.*, t. **99**, p. 93.

Stéfan (Y.). — 1958. — Étude préliminaire de l'action de quelques œstrogènes et androgènes sur le tractus génital de la jeune Tortue d'eau *Emys leprosa* S. *Ann. Endocrinol.*, t. **19**, p. 481-506. — 1959. — Réaction des canaux de Müller des jeunes mâles d'*Emys leprosa* non encore différenciés, à l'action du dipropionate d'androstènediol. *C. R. Soc. Biol.*, t. **153**, p. 1234-1236. — 1961. — Action des hormones gonadotropes sur le testicule infantile de jeunes Tortues d'eau *Emys leprosa* S. *C. R. Soc. Biol.*, 1961, t. **155/3**, p. 638-641.

Stoll (R.). — 1944. — Action de quelques hormones sur le développement des canaux de Müller de l'embryon de Poulet. *C. R. Soc. Biol.*, t. **138**, p. 103. — 1945. — Sur les processus hormonaux qui conditionnent l'évolution des canaux de Müller de l'embryon de Poulet. Recherche sur l'action du propionate de testostérone. *C. R. Soc. Biol.*, t. **139**, p. 283. — 1948. — Action de quelques hormones sexuelles sur le développement des canaux de Müller de l'embryon de Poulet. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.*, t. **37**, p. 118.

Thiebold (J. J.). — 1952. — Action du propionate de testostérone sur la différenciation sexuelle des embryons de *Scylliorhinus canicula*. *C. R. Acad. Sci.*, t. **235**, p. 1551. — 1953 *a*. — Observations préliminaires concernant la différenciation des gonades et du tractus génital chez les embryons de *Scylliorhinus canicula* traités par le propionate de testostérone. *C. R. Soc. Biol.*, t. **147**, p. 480. — 1953 *b*. — Action du benzoate d'œstradiol sur la différenciation sexuelle des embryons de *Scylliorhinus canicula*. *C. R. Acad. Sci.*, t. **236**, p. 2174. — 1954. — Étude préliminaire de l'action des hormones sexuelles sur la morphogénèse des voies génitales chez *Scylliorhinus canicula*. *Bull. Biol.*, t. **88**, p. 130. — 1962. — Agénésie partielle des canaux de Müller provoquée par la greffe de testicules embryonnaires chez l'embryon de Poulet. *C. R. Acad. Sci.*, t. **254**, p. 2450.

Turner (C.). — 1935. — The effects of Antuitrin-S on the male genital organes of the Lizard *(Eumeces laticeps)* during seasonal atrophy. *Bull. Biol.*, t. **69**, p. 143.

Vivien (J. H.). — 1959. — Réactivité particulière du cortex gonadique et de l'épithélium du canal de Müller à l'action des hormones sexuelles chez le jeune mâle d'*Emys leprosa* S. traité après l'éclosion. *Arch. Anat. microscop. Morph. exp.*, t. **48** *bis*, p. 297-312.

Vivien (J. H.) et Stéfan (Y.). — 1956. — Action stimulante des androgènes sur les ébauches femelles du tractus génital de la Tortue d'eau *Emys leprosa* S. *C. R. Soc. Biol.*, t. **150**, p. 1436-1438. — 1958. — Féminisation des gonades de jeunes

Tortues d'eau *Emys leprosa* mâles, par action du diéthylstilbœstrol. *C. R. Soc. Biol.*, t. **152**, p. 649-652. — 1959. — Mise en évidence de la perte progressive de la réactivité spécifique de l'épithélium müllérien à l'action des hormones femelles au cours de la différenciation sexuelle chez le jeune mâle d'*Emys leprosa*. *C. R. Soc. Biol.*, t. **153**, p. 1236-1238.

Witschi (E.). — 1950. — Génétique et physiologie de la différenciation du sexe. *Arch. Anat. micr. Morph. exp.*, t. **39**.

Wolff (Em.). — 1950. — La différenciation sexuelle normale et le conditionnement hormonal des caractères sexuels somatiques précoces, tubercule génital et syrinx, chez l'embryon de Canard. *Bull. Biol. de France et de Belgique*, t. **84**, p. 121-193.

Wolff (Et.) et Ginglinger (A.). — 1935. — Sur la transformation des Poulets mâles en intersexués par injection d'hormone femelle (folliculine) aux embryons. *Arch. d'Anat. d'Hist. et d'Embr.*, t. **20**, p. 219-278. — 1936. — Sur l'action œstrogène de l'androstérone. *C. R. Soc. Biol.*, t. **121**, p. 1476-1478.

Wolff (Et.). — 1938. — L'action des hormones sexuelles sur les voies génitales femelles des embryons de Poulet. *Travaux Station Zoolog. de Wimereux*, vol. jub. Marc Caullery, p. 827-840. — 1947. — Recherches sur l'intersexualité expérimentale produite par la méthode des greffes de gonades à l'embryon de Poulet. *Arch. Anat. micr. et Morph. exp.*, t. **36**, p. 69-91. — 1949. — L'évolution des canaux de Müller de l'embryon d'Oiseau après castration précoce. *C. R. Soc. Biol.*, t. **143**, p. 1239-1241. — 1955. — Le rôle des hormones embryonnaires dans la différenciation sexuelle primaire des Oiseaux. *Acta XI Cong. Intern. Orn.*, p. 86-103.

Wolff (Et.) et Wolff (Em.). — 1947. — Sur les stades de réceptivité aux hormones femelles des gonades et des voies génitales chez l'embryon de Poulet mâle. *C. R. Soc. Biol.*, t. **141**, p. 415.

Wolff (Et.), Wolff (Em.) et Strudel (G.). — 1948. — L'action des hormones androgènes sur la différenciation sexuelle des embryons de Poulet. *Arch. Ann. Hist. et Embr.*, t. **31**, p. 237-310.

Wolff (Et.), Ostertag (Y.) et Pfleger (D.). — 1949. — Sur la régression *in vitro* des canaux de Müller de l'embryon mâle de Poulet. *C. R. Acad. Sci.*, t. **229**, p. 1263. — 1949. — Sur les conditions de la régression des canaux de Müller de l'embryon mâle de Poulet *in vitro*. *C. R. Soc. Biol.*, t. **141**, p. 280-282.

Wolff (Et.) et Hampe (A.). — 1950. — Sur la reprise de la poussée des cordons sexuels mâles sous l'influence d'injections d'une hormone femelle à l'embryon d'Oiseau. *C. R. Soc. Biol.*, t. **144**, p. 1100-1102.

(Laboratoire de Zoologie et Embryologie expérimentale
de la Faculté des Sciences de Strasbourg
et Département des Applications Biologiques
du Centre de Recherches Nucléaires).

Directeur : Pr J. H. Vivien.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Le déterminisme de la différenciation sexuelle chez les Crustacés.

VU ET APPROUVÉ :

Strasbourg, le 6 mai 1962.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J.-H. VIVIEN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Strasbourg, le 7 mai 1962.

Le Recteur de l'Académie de Strasbourg,

J.-F. ANGELLOZ.

DÉPÔT LÉGAL : 1963, 3e TRIMESTRE, N° D'ORDRE 1.
IMPRIMERIE BARNÉOUD S. A. LAVAL. — N° 4756. — 11-1963.